

— 総 説 —

## 海洋における酸素非発生源好気性光合成細菌の巧妙な生残戦略\*

高部 由季<sup>†</sup>

### 要 旨

海洋において、細菌が溶存有機物を利用することで始まる微生物ループは、炭素循環の駆動システムとして重要である。微生物ループは、細菌が原生生物に捕食されることで高次栄養段階へと有機物を転送する役割を担っている。酸素非発生源好気性光合成細菌 (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAnPB) と呼ばれる機能細菌群は、海洋表層に普遍的に分布し、増殖速度が速いため、微生物ループを介した炭素循環におけるキープレイヤーとして重要と考えられる。本稿では、広い系統学的多様性、大きな細胞サイズ、速い増殖速度、高い潜在的な生残能、ユニークなカロテノイド色素組成といった、AAnPB が有する生理生態学的特性についてこれまでの知見をまとめ、そこから推察される生残戦略について考察した。

**キーワード：**酸素非発生源好気性光合成、炭素循環、バクテリオクロフィル、カロテノイド

### 1. はじめに

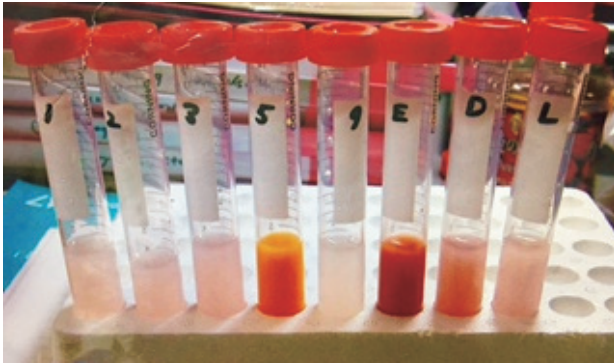
本稿で取り上げる酸素非発生源好気性光合成細菌 (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAP 細菌, AAnP 細菌, AAPB とも略されるが、ここでは AAnPB とする) の培養液の写真を Fig. 1 に示す。Fig. 1 のように、多くの AAnPB は暖色系 (赤, 橙, 桃, 黄) の色を呈する特徴を持つ。これは AAnPB がカロテノイド色素を有していることによるものである。

海洋において、細菌が溶存有機物を利用することで始

まる微生物ループは、炭素循環の駆動システムとして重要である。微生物ループは、その細菌が原生生物に捕食される経路であり、さらにその原生生物が動物プランクトンに捕食されることで、より高次栄養段階の生食食物連鎖の経路へと有機物を転送する役割を担っている。古典的な生食食物連鎖では、細菌や原生生物の位置付けや役割は明確ではなかったが、微生物ループは、それらの役割を明示し、細菌や原生生物といった微生物の炭素循環駆動の担い手としての重要性を示した。微生物ループは、生食食物連鎖と並ぶ 2 大食物連鎖経路として生態系全体の炭素循環効率の上昇に寄与している (Azam *et al.*, 1983; Legendra and Rassoulzadegan, 1996)。その概略図を Fig. 2 に示す。Fig. 2 における右方向の矢印は、生食食物連鎖 (植物プランクトン・動物プランクトン・魚類) を表している。同図の中央部の丸が微生物ループである。従属栄養細菌が、他の生物が利用出来ないサイズの溶存

\* 2020 年 5 月 19 日受領 2020 年 10 月 12 日受理  
著作権：日本海洋学会, 2020 年

<sup>†</sup> 東京大学 大気海洋研究所 海洋生態系動態部門 微生物分野  
〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5  
e-mail: yukitakabe@aori.u-tokyo.ac.jp



**Fig. 1.** Culture of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. 1-3 *Roseobacter* sp., 5, *Novosphingobium* sp., 9, *Jannaschia* sp., E, *Erythrobacter longus*, D, *Roseobacter denitrificans*, L, *Roseobacter litoralis*. Strains 1-3, 5, and 9 were isolated by the author, Yuki Sato-Takabe. Strains E, D and L are type strains from the National Institute of Technology and Evaluation, NITE Biological Resource Center, NBRC.

有機物を同化し、それが高次栄養段階へと転送されていることで、食物連鎖全体の循環効率の上昇に寄与する。同図左の下方向への矢印は、光エネルギーと栄養塩類を用いて、独立栄養的に増殖するシアノバクテリア独自の食物連鎖経路を表している。シアノバクテリアの一部には、有機物を利用出来るものがあることが分かっており (Béjà and Suzuki, 2008)、一部を微生物ループに重ねた (Fig. 2)。また、シアノバクテリアも従属栄養細菌と同様に原生生物に捕食されることで、微生物ループの一端を担う。また、ウイルスは、細菌、シアノバクテリア、植物プランクトン、魚類など様々な宿主に寄生し、宿主体内からバーストすることで宿主を殺し、高次栄養段階への有機物転送効率を低下させる。このウイルスによる溶菌は、溶存有機物の生成に大きく寄与することで、海洋炭素循環の駆動メカニズムにおける低次栄養段階から高次栄養段階という転送方向を逆行させる。本稿では、微生物ループを介した炭素循環におけるウイルスの寄与については、その先行研究の不足もあり、議論しないが、ウイルスの感染、溶菌は、その宿主が多様であることであらゆる栄養段階において大きな影響力を持つと考えられる。ウイルスのトップダウンコントロールは、海洋炭

素循環を理解する上で不可欠な視点である。

AAnPBは、海洋表層に普遍的に分布し、増殖速度が速いため、微生物ループを介した炭素循環への寄与が大きい重要な機能細菌群であると考えられている。意識するのなら、海洋表層においてAAnPBは「どこにでもいて、元気」な細菌群である。このAAnPBの生態学的特性は、微生物ループを介して駆動される海洋炭素循環を考える上で特筆すべき点である。

本稿では、海洋におけるAAnPBの生理生態学的特性について、筆者らの未発表データを含むこれまでの知見をまとめた。さらに、AAnPBはなぜ「どこにでもいて、元気」であるのか？そのユニークな生理生態学的特性にもとづく巧妙な生残戦略について議論し、海洋におけるAAnPB研究に新たな視点をもたらすことを目指した。

## 2. 酸素非発生型好気性光合成細菌 (AAnPB) とは

Shiba *et al.* (1979) は、'aerobic bacteria which contain bacteriochlorophyll *a*' を発見した。これがのちのAAnPBとして定義される機能細菌群の世界で初めての分離例である。本邦沿岸域の海藻表面から分離された株は新属 *Erythrobacter*, *Roseobacter* として記載された。その光合成生理学的特性としては、好気条件下で光合成色素バクテリオクロロフィル (bacteriochlorophyll, BChl) *a* を生産し、光合成反応における電子供与体に有機物を用いるため、それに水を用いる酸素発生型光合成とは異なり、光合成反応に酸素発生は伴わないことが挙げられる。AAnPBと同様にBChl系光合成色素を光合成反応中心 (Reaction Center, RC) に配し、光合成における電子供与体として有機物や硫化水素を用いる酸素非発生型嫌気性光合成細菌 (anaerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AnAnPB) である紅色細菌は古くから知られていたが、それらは嫌気条件下でしかBChl系光合成色素を生産しない。AAnPBの発見によりこれまでの酸素非発生型の光合成は嫌気的な増殖モードであるという常識が覆されたのであった。

現在、AAnPBは「好気性細菌で、光合成色素BChl *a* を有し、光合成を行う」と定義されている (Koblížek, 2015)。基本的には炭素源およびエネルギー源としては

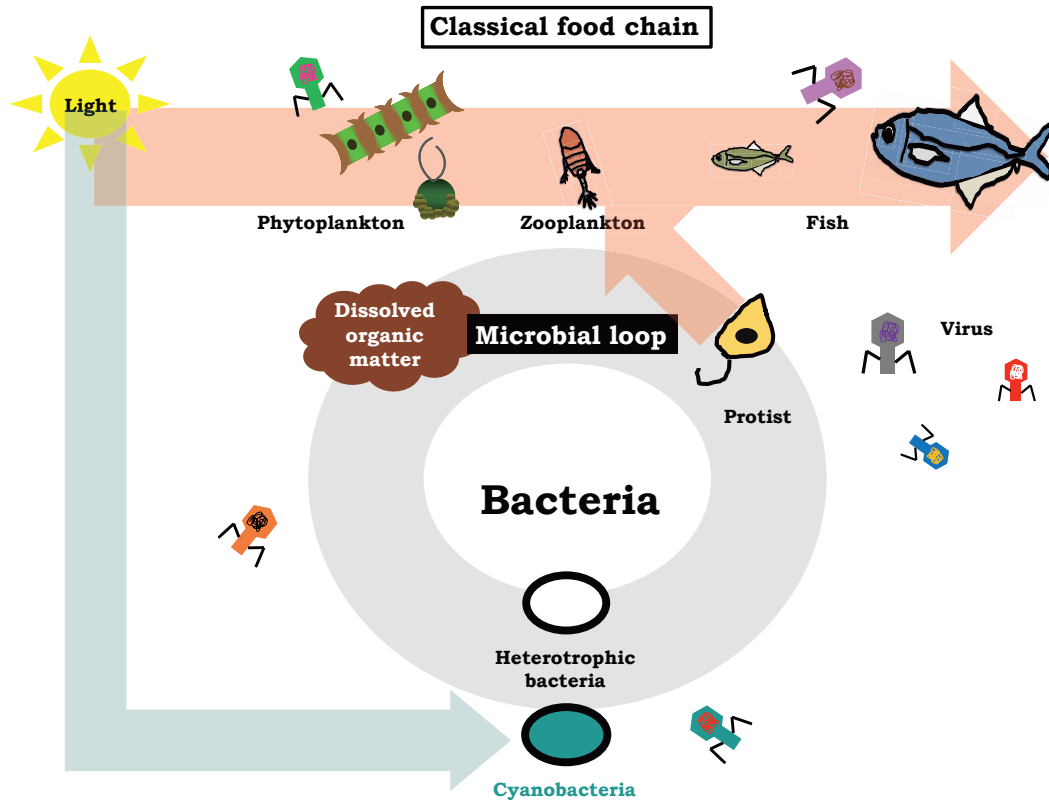


Fig. 2. Microbial loop. The classical food chain represents the progression from phytoplankton through zooplankton to fish. The microbial loop represents the loop of dissolved organic matter from bacteria to protist. Both of the classical food chain and the microbial loop are the main systems that drive the carbon cycle in the ocean. There is another cycle by cyanobacteria, in which they are a primary producer and are grazed by protist as well as other heterotrophic bacteria. Viruses infect various hosts (i.e., phytoplankton, cyanobacteria, heterotrophic bacteria, fish, and so on) and produce dissolved organic matter by emerging from them.

有機物を用いて従属栄養的に増殖する一方で、さらに光合成様式は、好気条件下でのみ BChl *a* を RC に有する光化学系を用いて、光エネルギーからアデノシン 3 リン酸 (Adenosine Tri-Phosphate, ATP) を生産するというものである (Beatty, 2002)。この光化学的な ATP 生産により、補助的にエネルギーを得ることが出来る。AAnPB は、光化学反応を用いた ATP 生産という光栄養的側面と、有機物を用いた細胞増殖という従属栄養的側面を併せ持つことから、その栄養様式として、「光従属栄養」と呼ばれる。

これまで培養株として分離されてきた AAnPB では炭素固定経路であるカルビン・ベンソン回路は検出されていない。したがって、これまで AAnPB は光独立栄養的

に増殖することは出来ないと考えられていた (Fuchs *et al.*, 2007; Swingley *et al.*, 2007; Koblížek *et al.*, 2011)。光によって強化される二酸化炭素固定はいくつかの AAnPB 培養株で確認されているが (Shiba, 1984; Koblížek *et al.*, 2003), この炭素固定速度の上昇は呼吸速度の低下を伴っていることから、逆行的クエン酸回路を通じたカルボキシル化反応によるものであると考えられている (Tang *et al.*, 2009)。しかしながら近年、海水中の環境 DNA のドラフトゲノム解析により、未培養 AAnPB にカルビン・ベンソン回路を構成するタンパク質としてリブロース-1,5-ビスフォスフェートカルボキシラーゼ (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase) の大ユニット (RbcLS) および小ユニット (RuBisCO) をコードする遺

伝子を有するものがあり、さらにそれは全球海洋に普遍的に分布していることが明らかになった (Graham *et al.*, 2018)。このことは、AAnPBの中にカルビン・ベンソン回路を有しているものが存在する可能性を示している。AAnPBの海洋炭素循環における役割として「光従属栄養」だけでなく、さらに植物プランクトンやシアノバクテリアと同様に、カルビン・ベンソン回路を介した炭素固定という「光独立栄養」の側面も併せ持つことが示唆された。このことは、今後の海洋炭素循環におけるAAnPBの生態学的な役割の多様性を再検討する必要性を示している (Graham *et al.*, 2018)。

海洋における光従属栄養細菌にはAAnPBの他に、有機物を利用することの出来る一部のシアノバクテリアやプロテオロドプシン含有細菌も含まれる (Béjà and Suzuki, 2008)。これら3つの光従属栄養細菌の生理生態学的特性は、浜崎 (2007) に詳しくまとめられているが、海洋表層において光エネルギーを利用する細菌の分布や多様性に関する研究は、この20年ほどで急速に進み、そ

れらの重要性も広く認識されつつある (Béjà and Suzuki, 2008; Kirchman and Hanson, 2013 など多数)。従来、光合成細菌とはAnAnPBを意味しており、その研究の歴史は長い。AnAnPBの光合成色素を含む光合成装置については徹底的に調べられてきた。しかし、嫌気性であるがゆえに現在の酸化的な地球環境においては、物質循環に対する寄与は局所的であり、グローバルスケールでの分布は限定的である (Fig. 3)。また、水圏環境における生息深度については、AnAnPBとシアノバクテリアは生育における光合成依存度が高いため、基本的に有光層内にとどまるのに対し、従属栄養細菌やAAnPBは光合成に依存しないか、依存したとしてもその依存度が低いため、有光層以深でも生育が十分に可能である。光依存性もその生息環境に準拠する (Fig. 3)。

AAnPBの進化的な発生時期は未だに明らかになっていない。それは、本稿の3. AAnPBの生理生態学的特性 1: 広い系統学的多様性でも後述するが、AAnPBはAlpha-, Beta-, Gamma-proteobacteria, Gemmatimonade-





				
<b>Name</b>	<b>AnAnPB</b>	<b>AAnPB</b>	<b>Cyanobacteria</b>	<b>Non-phototrophic Heterotrophic bacteria</b>
<b>Habitat</b>	<b>Anaerobic</b>	<b>Aerobic</b>	<b>Aerobic</b>	<b>Anaerobic &amp; Aerobic</b>
<b>Photosynthetic Pigment</b>	<b>BChl <i>a, c, e</i></b>	<b>BChl <i>a</i></b>	<b>Chl <i>a</i> divinyl Chl <i>a</i></b>	<b>None</b>
<b>Distribution in the Ocean</b>	<b>Local</b>	<b>Global</b>	<b>Global</b>	<b>Global</b>
<b>Habitat zone in Aquatic env.</b>	<b>Photic</b>	<b>Photic &amp; Aphotic</b>	<b>Photic</b>	<b>Photic &amp; Aphotic</b>
<b>Light Dependency in the habitat?</b>	<b>Yes</b>	<b>No</b>	<b>Yes</b>	<b>No</b>

Fig. 3. Comparison of the eco-physiological characteristics among the AAnPB and other phototrophic and non-phototrophic bacteria (AnAnPB, cyanobacteria, and heterotrophic bacteria).



tes 綱と幅広い系統に分散しており、その系統進化的解析が難しいためと考えられる。Koblížek *et al.* (2013) は、AAnPB の中でも *Roseobacter* clade に属するものに着目して、その進化的な発生時期や、進化メカニズムが提案している (Fig. 4, 5)。Fig. 4 では、光化学系 I (Photosystem I, PSI) 型の AAnPB である緑色細菌 (Fig. 4 の green bacteria), 光化学系 II (Photosystem II, PSII) 型の AAnPB である紅色細菌 (Fig. 4 の purple bacteria), PSI 型と PSII 型を共有するシアノバクテリア (Fig. 4 の cyanobacteria), *Roseobacter* clade に属する AAnPB の発生時期をまとめた。Fig. 4 は、Koblížek *et al.* (2013) を参考に改変したものであり、原図は緑色細菌が進化的に最も初期に発生し、その後、紅色細菌とシアノバクテリアが発生したものと表現しているが、Magnabosco *et al.* (2017) や、Hamilton (2019) では異なる結論を示しており、これら光合成生物の発生時期は未だに議論の中にある。本稿では、緑色細菌、紅色細菌、シアノバクテリアの発生時期について明言を避ける。ただ、PSII 型の光合成装置を有し、海洋において優占する *Roseobacter* clade に属する AAnPB については、Koblížek *et al.* (2013) ではその発生時期は、少なくとも Great Oxi-

dation Event (GOE, Fig. 4) の後、前述の緑色細菌、紅色細菌、シアノバクテリアの発生後に、地球環境が酸化的に始まり以降であると結論付けている。AAnPB は、酸化的な現地球環境によく適応している。それは BChl *a* を RC に含む光合成装置の合成条件にも表れている。基本的に AAnPB は好気条件下でなければ、増殖も光合成装置の合成も行わない (*Roseobacter denitrificans* のように嫌気条件下でも光合成装置を合成するものも一部含むが、基本的な増殖モードは好気条件下である)。一方で AAnPB は、好気条件下で従属栄養的に増殖出来るものが一部いるが、光合成装置の合成は酸素の存在によって著しく阻害され、光合成反応には嫌気条件が絶対条件である。AAnPB の光合成装置は、AAnPB のそれを起源とし、還元的な環境の中で発生し進化したものではない。AAnPB の光合成は、光酸化ストレス下での光合成反応による活性酸素発生の危険と常に隣り合わせである (Soora *et al.*, 2015)。酸素非発生型の光合成反応において、励起された BChl *a* 分子が O<sub>2</sub> へエネルギー転送をする際に発生する活性酸素種は毒性が強い。AAnPB の一種である *Rhodobacter sphaeroides* では、

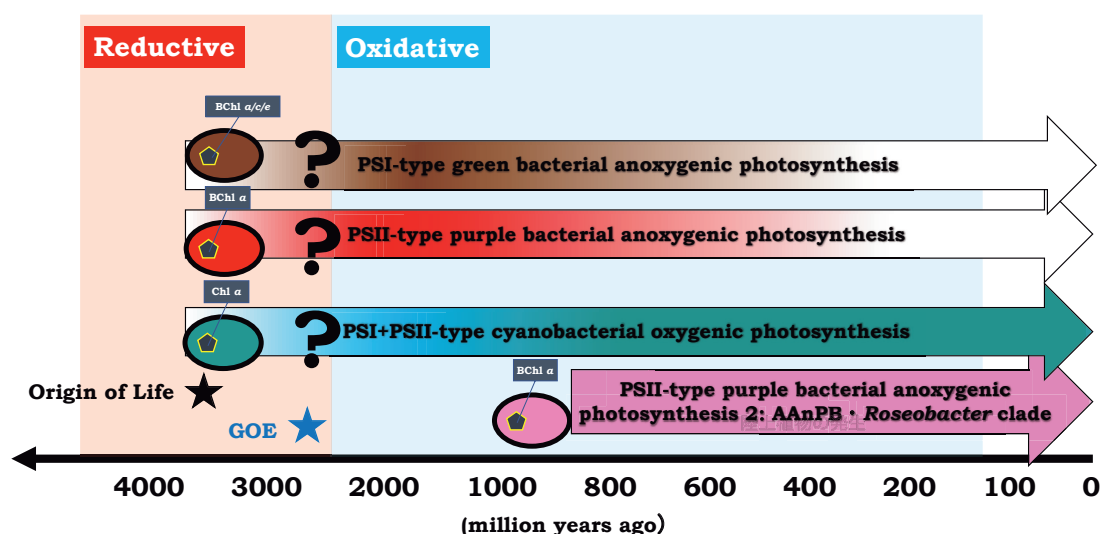


Fig. 4. Evolutionary scenario of the AAnPB belonging to the *Roseobacter* clade (pink), AAnPB (brown and red), and cyanobacteria (blue-green), as modified in Koblížek *et al.* (2013). The evolutionary periods for AAnPB and cyanobacteria have remained open to question. Those for the AAnPB, belonging to the *Roseobacter* clade, would have been after the Great Oxidation Event, GOE.

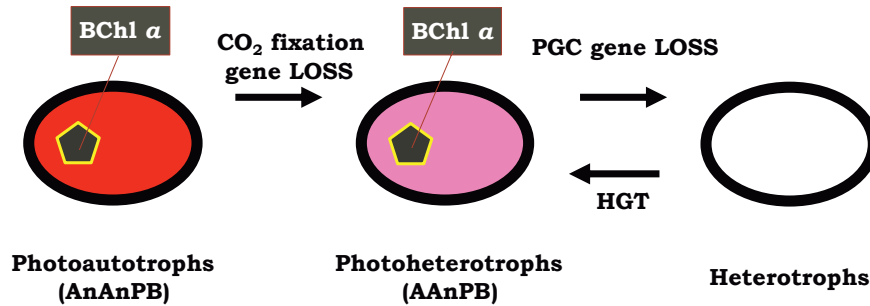


Fig. 5. Mechanisms of the evolution of AAnPB, AnAnPB and non-phototrophic, heterotrophic bacteria. Either photoheterotrophs evolved from photoautotrophic species, which lost their carbon fixation capacity (regressive evolution), or they descended from species that were originally heterotrophic, which recruited the photosynthetic genes via Horizontal Gene Transfer, HGT (Koblížek *et al.*, 2013).

その活性酸素種に対する防御機構として、カロテノイドやRNAポリメラーゼのシグマ因子であるRpoについて研究が進められてきた (Anthony *et al.*, 2004; 2005; Nuss *et al.*, 2009; 2010)。一方、AAnPBは嫌気性細菌であるAnAnPBと違ってほぼ絶対好気的な増殖モードであるため、より光酸化ストレスに晒される。AAnPBでもRpoに関して、*Roseobacter denitrificans* (Berghoff *et al.*, 2011) や *Dinoroseobacter shibae* (Tomasch *et al.*, 2011) を用いて、その防御機構が調べられている。本稿では、光酸化ストレスの防御機構として、ある種のAAnPBはAnAnPBよりも抗酸化作用が高いカロテノイドを有していることに注目する。AAnPBのカロテノイドについては体系的な研究が進んでおらず、今後のAAnPB研究の重要な視点として提示したい (本稿の7. AAnPBの生理生態学的特性5: カロテノイド参照)。

## 2.1. AAnPBの進化メカニズム

AAnPBの進化メカニズムについて、2つの仮説がある (Fig. 5)。一つは、Fig. 5における右方向の矢印で表される逆行的進化である。光独立栄養細菌がその光合成遺伝子を失い、従属栄養細菌に進化する過程でその中間産物としてAAnPBは発生したとするのが「逆行的進化」である。もう一つは、Fig. 5における左方向の矢印で表される進化であり、従属栄養細菌が遺伝子水平伝播 (Horizontal Gene Transfer, HGT) によって光合成遺伝子を獲得し、光独立栄養細菌に進化する過程でAAnPBは発生

したとするものである。AAnPBは前述の通りAlpha-, Beta-, Gamma-proteobacteria, Gemmatimonadetes 綱と系統分類的に多岐に亘っており、また同属内、近縁属間においてもAAnPBと光合成関連遺伝子を有していないnon-AAnPBが混在していることは、その進化方向が多様である可能性を示している。

Koblížek *et al.* (2013) では、*Roseobacter* cladeのAAnPBの進化メカニズムとしては「逆行的進化」が有力だと結論付けている。その根拠としては、以下の2つが挙げられる。1. *Roseobacter* cladeのAAnPBと、対照としてその他のAnAnPBのゲノムデータを比較解析した結果、AAnPBもAnAnPBも全ゲノムのGC含量と光合成関連遺伝子群 (Photosynthetic Gene Cluster, PGC) のそれとがほぼ1:1で一致していたこと、2. Proteobacteria, シアノバクテリア, AnAnPBを含む27種のゲノムデータと、*Roseobacter* cladeとAnAnPBである*Rhodobacter* cladeを含む*Rhodobacteraceae*科内の光合成関連遺伝子の解析した結果、AAnPBである*Roseobacter* cladeとその祖先と仮説付けているAnAnPBである*Rhodobacter* cladeの進化的分枝時期が $919 \pm 198$  Myr前と明確に計算出来たことである。1. については、AnAnPB, AAnPB共に、ゲノムとPGCが同種起源であることを示唆している。2. については、PGCのHGTが進化メカニズムとして主流であるのなら、この分枝時期は明確に算出されないため、逆行的進化が支持できると考えられる。

また, AAnPBの中には, PGCを染色体上ではなく, 染色体外のプラスミド (Extra Chromosomal Replicons, ECRs) 上に持つものがある (Liu *et al.*, 2018 他多数)。ECRsは可動性で, 細菌間でのHGTを引き起こす。Koblížek *et al.* (2013)は *Roseobacter* cladeに関して, 光合成能は先の逆行的進化シナリオが主流だと主張する一方で, いくつかのAAnPB種については, PGCの獲得機構として光合成遺伝子のHGTの存在も示唆している。確かにAAnPBが系統樹上に広く分散しており, また同属内でもAAnPBと光合成関連遺伝子を有していないnon-AAnPBが混在している理由の一つとして, このPGCのHGTはリーズナブルである。Brinkmann *et al.* (2018)は, 詳細なゲノム解析により *Roseobacter* cladeを含む *Rhodobacteraceae* 科のいくつかのAAnPBにおいて, PGCのHGTは同科内での好気性光合成能の系統分類上の分布を説明するのに有効であると結論付けている。

*Roseobacter* clade以外のAAnPBについて, その進化メカニズムを詳細に調べた先行研究はないが, *Erythrobacter* 属に関してはそのカロテノイド種が従属栄養細菌の保有しているものと酷似している例があり, HGTによってAAnPBになった例ではないかという考えもある (Prof. K. Shimada, Personal communication)。カロテノイド組成だけでなく, 進化分子時計の解析からも *Erythrobacter* 属が *Roseobacter* clade からPGCのHGTにより光合成能を獲得したと仮説立てている先行研究もある (Koblížek *et al.*, 2013)。

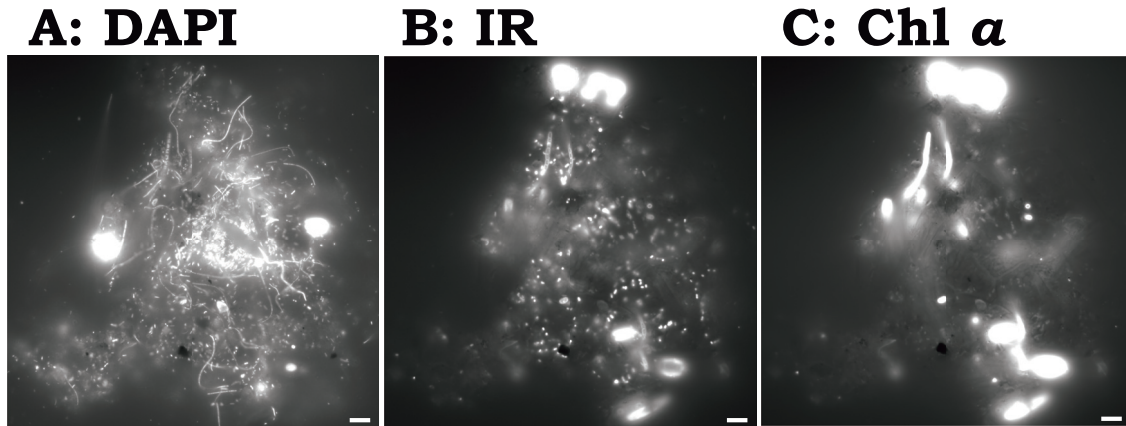
## 2.2. AAnPBの分布と生活様式

海洋表層におけるAAnPBの分布についてはKoblížek (2015)に詳細にまとめられているので本稿ではその詳細は割愛するが, 全細菌に対して細胞数ベースで1%以下から最大24%の変動幅を持って普遍的に分布していることが報告されている。概して, 海水中のAAnPBの現存量割合は数~10%程度であることがほとんどで20%以上になることは稀である (Koblížek, 2015)。しかしながら, 本稿4. AAnPBの生理生態学的特性2: 大きな細胞サイズでも触れるように, AAnPBはその体細胞サイズが他の従属栄養細菌よりも約2倍大きい。細菌数ベースではなく, 細胞体積ベースでのAAnPB現存量の見積もりは

大きくなるだろう。

AAnPB現存量の定量方法としては, Infra-Red First Repetition Rate, IRFRR法による光合成活性測定, High Performance Liquid Chromatography, HPLC法による光合成色素測定, Infra-Red Epifluorescence Microscopy, IREM直接計数法による細胞数測定 [仕様: IR (excitation 350-550 nm, emission > 830 nm long pass, > 665 nm long pass dichroic); Chlorophyll (Chl) *a* (excitation 445 ± 45 nm, emission > 715 nm long pass, > 520 nm long pass dichroic); and 4', 6-diamidino-2-phenylindole, DAPI (excitation 365 ± 10 nm, emission > 400 nm long pass, 400 nm long pass dichroic)], Quantitative Polymerase Chain Reaction, qPCR法による光合成関連遺伝子測定があるが (浜崎, 2007), 近年のAAnPB現存量量のほとんどがIREM観察によるものである。

筆者らも本邦沿岸域を中心に, IREM観察を用いてAAnPBの分布調査を進めてきた (Hamasaki *et al.*, 2014; Sato-Takabe *et al.*, 2015; 2016; 2018; 2020)。そこで, しばしば粒子付着性のAAnPBを観察することがあった。Lami *et al.* (2009)やWaider and Kirchman (2007)も, 沿岸域や河口域において, 粒子付着性AAnPBの全体のAAnPBに占める割合として高くなることを報告している。Fig. 6は, 多摩川上流で採取した河川水試料で観察された粒子付着性AAnPBの印象的な顕微鏡画像である。Fig. 6の左画像では核酸染色剤DAPIを用いて全細菌を検出した。Fig. 6の真ん中の画像ではIRの蛍光波長を検出し, AAnPBとシアノバクテリアがそれぞれ有するBChl *a*とChl *a*色素の両方の自家蛍光を検出した。Fig. 6の右画像ではChl *a*色素の自家蛍光を検出した。BChl *a*の自家蛍光を検出するフィルターセットでは, 蛍光波長領域は異なっているが, 高いChl *a*自家蛍光のIR領域への蛍光の漏れ込みが生じる。そのために, BChl *a*のみを検出することが困難であるため, BChl *a*とChl *a*の両方を検出した画像とChl *a*のみを検出した画像を比較し, 前者から後者の検出細胞を差し引くことにより, BChl *a*蛍光を発するAAnPB細胞の検出, 判別を行う。Fig. 6のIR画像でのBChl *a*蛍光を発する細胞の多くがChl *a*蛍光を発していないことから, それらはAAnPB細胞であり, AAnPB細胞が粒子に群がっている様子が分かる (Fig. 6)。このようにIREM直接検鏡では, その



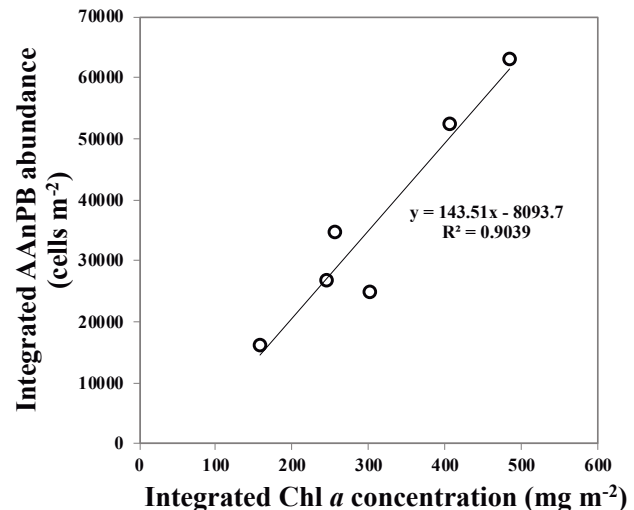
**Fig. 6.** Infrared Epifluorescence Microscope, IREM images of the particles attached to AAnPB from river water collected from Tama River, Japan (Sato-Takabe *et al.*, 2020). Left: DAPI-stained for total cells; center: IR-fluorescent cells meaning both Chl *a*-positive (cyanobacteria, autotrophic nanoflagellate and eukaryotic phytoplankton), and BChl *a*-positive (AAnPB) cells and Chl *a*-positive cells; right: Chl *a*-positive cells. Each scale bar indicates 7  $\mu\text{m}$ .

現存量だけではなく、AAnPBの生活様式（付着性か浮遊性か）という生態学的特性を知ることが出来る。

またIREM直接検鏡法ではしばしば議論になるのが、AAnPBだけでなくAnAnPBもBChl *a*また、その蛍光特性がよく類似したBChl系光合成色素を有する点である。本法では、AAnPBとAnAnPBの判別はその形態学的特性が特殊なものを除いてはほぼ不可能である。これまでの先行研究では、海水中のように好気的な環境を想定出来る場合、そこでのBChl系光合成色素蛍光細胞をAAnPBとしてきたが、好気と嫌気の境界領域が存在するような水圏環境においてはそれぞれの判別、現存量定量には十分な注意が必要である。

海洋においてAAnPBの現存量を支配する環境要因としては、基礎生産、有機物量の指標である水中Chl *a*濃度がある(Koblížek, 2015)。その他の従属栄養細菌と比較して、AAnPBはより生産力の高い、有機物量の多い生息域を好むとされている(Koblížek, 2015)。このことは、Fig. 6にあるような粒子に付着している生活様式からも、有機物供給に対してより敏感に反応している結果であるという解釈が出来る。筆者らの先行研究においても、岩手県大槌湾における春季植物プランクトンブルーム期の頻回の現場観測で、Chl *a*濃度の水柱積算値とAAnPB現存量（IREM直接計数によるAAnPB細胞数）

の水柱積算値に正の相関があった（Fig. 7）。さらに、同海域で採取した海水を200 L容のタンクに移し、中規模擬似現場（メソコスム）実験を行った。海水に栄養塩類



**Fig. 7.** Relationship between an integrated Chl-*a* concentration and integrated AAnPB abundance in the period of the spring phytoplankton bloom in Otsuchi Bay, Japan (Hamasaki *et al.*, 2014). A positive slope indicates the Chl-*a* concentration-dependence on an abundance of AAnPB.



を添加し、人工的な植物プランクトンブルームを再現したところ、AAAnPBは他の従属栄養細菌よりもブルームによる有機物供給に対して素早く増殖応答を示した (Hamasaki *et al.*, 2014)。

### 3. AAnPBの生理生態学的特性1: 広い系統学的多様性

AAAnPBは16S rRNA 遺伝子ベースでの系統樹上では特定の集団を形成せず、同属内でAAAnPBとnon-AAAnPBが混在している例が多数ある (Buchan *et al.*, 2005)。その混在理由としては、前述の本稿2. AAnPBのAAAnPBの進化メカニズムの通り、逆行的進化が種レベルで生じたこと、HGTが挙げられる。同属内でのAAAnPBとnon-AAAnPBの混在例として、*Roseobacter*属の例を挙げる。*Roseobacter*属は、1991年に世界で初めてAAAnPBが発見された際の新属として記載された属であり、そこで*Roseobacter litoralis*と*Roseobacter denitrificans*の2種のAAAnPBが発表された (Shiba, 1991)。その後長らく、*Roseobacter*属はこの2種だけであったが、2017年に3種目の*Roseobacter ponti*が記載された (Jung *et al.*, 2017)。これら3種の生理性状比較をTable 1に示す。*R. ponti*は、菌体色がベージュで、BChl *a*も生産しない。さらに、光合成関連遺伝子も有していない。しかし、16S rRNA 遺伝子の塩基配列からは*Roseobacter*属に最も近縁であった。このような混在例は、*Jannaschia*属、*Sulfitobacter*属、*Erythrobacter*属など多数確認されている (Buchan *et al.*, 2005 他)。また、ゲノム解析から光合成関連遺伝子は保有しているが光合成能の発現が確

認されていない株も多く存在する (Koblížek, 2015)。一例として、*Neireida*属の*N. ignava* (Arahal *et al.*, 2016; Rodrigo-Torres *et al.*, 2016)、*Litoreibacter*属の*L. ponti* (Park *et al.*, 2017)があるが、これらは光合成関連遺伝子は有しているがいずれも菌体色がベージュやクリームで、色素は生産せず、BChl *a*もカロテノイドの存在も確認されていない。これは、淡水性のAAAnPBである*Limnohabitans*属にも多く見られる特性である (Zeng *et al.*, 2012)。このように同属内でのAAAnPBとnon-AAAnPBの混在や、光合成能発現の不確実性により、分子生物学的なアプローチだけではAAAnPBの多様性を正確に把握することは難しい。

系統分類学上ではAAAnPBは、Alpha-proteobacteria綱に広く分布し、Beta-proteobacteria綱の代表格としては*Roseateles depolymerans* (Yurkov and Csotonyi, 2009)、Gamma-proteobacteria綱としては*Congregibacter litoralis* (Fuchs *et al.*, 2007)がいる。Alpha-proteobacteria綱は、4つのサブクラスに分類される (Yurkov and Csotonyi, 2009)。4つのサブクラスは、Alpha-1, Alpha-2, Alpha-3, Alpha-4である。Alpha-1サブクラスは、土壌や温泉、酸性環境から分離されたもので定義付けられる。Alpha-2サブクラスは、もっぱら海洋環境から分離されたもので定義付けられ、2つの近縁性のない分枝を形成している。Alpha-3サブクラスは、海洋および極限環境から分離されたもので定義付けられ、紅色非硫黄細菌である*Rhodobacter*および*Rhodovulum*に近縁な*Roseobacter* cladeである。Alpha-4サブクラスは、様々な淡水環境および海洋環境から分離されたもので定義付けられ、*Blastomonas natatoria*, *Citromicrobium*,

**Table 1.** Comparison of photosynthetic ability and characteristics among three *Roseobacter* species. The *puf* gene encodes a part of the photosynthetic reaction center protein. *R. litoralis* and *R. denitrificans* contain the *puf* gene and BChl *a*, whereas *R. ponti* is non-pigmented and does not contain both the *puf* gene and BChl *a*. There are a variety of photosynthetic abilities in the genus.

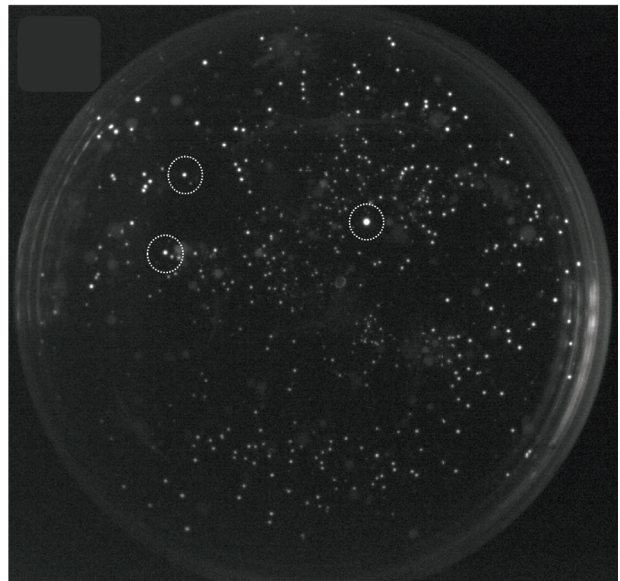
<i>Roseobacter</i> species	Color	Production of BChl <i>a</i>	Possession of <i>puf</i> gene	Reference
<i>R. litoralis</i>	pink	+	+	Shiba, 1991
<i>R. denitrificans</i>	pink	+	+	Shiba, 1991
<i>R. ponti</i>	beige	-	-	Jung et al., 2017

*Erythrobacter*, *Erythromicrobium*, *Erythromonas*, *Sandaracinobacter*, *Sandarakinorhabdus* などで構成される (Yurkov and Csotonyi, 2009)。

AAnPB の種数は急速に増大している (近年では, 33 属 52 種; Yurkov and Csotonyi 2009)。しかしながら, AAnPB 記載種の多様性は未だその分類学的な全体像を明らかにしてはいない。海洋における AAnPB 分離培養株の代表格は, *Roseobacter* clade (Alpha-3 サブクラス の Alpha-proteobacteria 綱, Rhodobacterales 目, Rhodobacteraceae 科) と, *Erythrobacter* clade (Alpha-4 サブクラスの Alpha-proteobacteria 綱, Sphingomonadales 目, Sphingomonadaceae 科) の 2 つである (Béjà and Suzuki, 2008)。そのうち *Roseobacter* clade は, 海洋において普遍的に分布し, 全菌数に対する優占率が高いことで, 海洋炭素循環におけるその生態学的重要性が示唆されている (Buchan *et al.*, 2005; Wagner-Döbler and Biebl, 2006)。しかしながら, Béjà *et al.* (2002), Allgaier *et al.* (2003), Yutin *et al.* (2007; 2008) は, 培養法によって示唆されたものよりもはるかに高い AAnPB の多様性を, 海洋の光合成関連遺伝子や 16S rRNA 遺伝子の塩基配列解析といった非培養法を用いて明らかにした。非培養法により, AAnPB のその多様性の広大さ, 未培養 AAnPB の存在が明らかにされた。

一方で, AAnPB の系統学のおよび生理学的多様性を明らかにするためには, またそれらを培養する必要がある。Zeng *et al.* (2014) では, 培養法と BChl *a* 蛍光検出装置を組み合わせたことで, これまで AAnPB が含まれていなかった Gemmatimonadetes 綱に属する新規 AAnPB を分離培養し, その生理性状を明らかにすることに成功した。AAnPB 現存量の古典的な見積もりには, 寒天平板上に形成されたコロニーを採取し, BChl *a* に特有の吸収スペクトルや蛍光スペクトルを測定することによって AAnPB を識別する方法が用いられてきた。この培養法を用いて, 海洋環境中の AAnPB の動態を調べた例として, Shiba らの一連の研究がある (Shiba *et al.*, 1979; Shiba *et al.*, 1991; Shiba *et al.*, 1995)。本邦沿岸域である神奈川県油壺湾において, 寒天平板法により AAnPB の分布を調査した結果, 全コロニーのうち BChl *a* を有する AAnPB の割合は, 海藻表面で 0.9-1.0%, 海浜砂中で 1.2-6.3%, 海水では 0.9% であった (Shiba *et al.*, 1979)。

さらに, オーストラリアにおける同調査では, 10% 前後から 49% の広い変動幅と高い値が観察され, 高塩分水域や海藻, 海砂浜, 微生物マット表面に高い値が観察された (Shiba *et al.*, 1991)。また, 岩手県大槌湾における分布調査でも, 時空間変動幅はあるものの最大で 57% を超える高率で AAnPB が検出された (Shiba *et al.*, 1995)。これらは全て, 寒天平板法つまり培養法をベースとした研究結果である。海水中の細菌は一般的に 99% 以上が難培養性である (Kogure *et al.*, 1979; Lloyd *et al.*, 2018; Staley and Konopka 1985)。培養法で検出される細菌は全細菌群集の中では minority であるが, その群集構造や動態を解明する事は非培養法でのそれらとは異なる側面がある。培養法で得られる細菌培養株はその生理性状を詳細に調べることで, スナップショット的な現場観測データとは異なる細菌の生理メカニズムにアプローチすることが出来, そのメカニズムが生態に及ぼす影響評価を推定することを可能にする。



**Fig. 8.** Representative images of cells with BChl *a* fluorescence under the modified IR screening system (Sato-Takabe *et al.*, submitted). The dotted line circles represent the especially positive colonies with high BChl *a* fluorescence. Two LED lights with wavelengths of 375 nm and 590 nm were used for the excitation. Fluorescence detection was performed at 850 nm (emission).

筆者らは、愛媛県愛南町の真鯛養殖いけす内の海水を用いて、上記の Zeng *et al.* (2014) の方法を踏襲し、培養法と BChl *a* 蛍光検出装置を組み合わせ、多数の新規 AAnPB (16S rRNA 遺伝子の塩基配列で既知種との相同性が 98.7% 以下, Stackebrandt and Ebers, 2006) の分離培養に成功した (Fig. 8)。環境中に未知の AAnPB は多く潜んでいる (Sato-Takabe *et al.* submitted)。このように新規 AAnPB の分離培養に挑むことは、未知の生理学的特性を有する AAnPB の生態を明らかにする上で必須のアプローチである。

#### 4. AAnPB の生理生態学的特性 2: 大きな細胞サイズ

AAnPB の細胞サイズは、他の従属栄養細菌と比較して約 1.3 ~ 3 倍大きいことが報告されている (Sieracki *et al.*, 2006; Lami *et al.*, 2007; Mašin *et al.*, 2008; Stegman *et al.*, 2014; Sato-Takabe *et al.*, 2015; 2016)。サルガッソー海を含む大西洋北西部においては、AAnPB の細胞体積  $0.09\text{--}0.17\ \mu\text{m}^3$  に対し、全菌のそれは  $0.05\text{--}0.10\ \mu\text{m}^3$  (Sieracki *et al.*, 2006)、南太平洋においては、AAnPB は  $0.115\text{--}0.828\ \mu\text{m}^3$  に対し、全菌は  $0.093\text{--}0.164\ \mu\text{m}^3$  (Lami *et al.*, 2007)、本邦沿岸域の瀬戸内海においては、AAnPB は  $2.56\text{--}5.78\ \mu\text{m}^3$  に対し、全菌は  $1.02\text{--}1.94\ \mu\text{m}^3$  (Sato-Takabe *et al.*, 2015) であった。全球的に外洋域、沿岸域に関わらず、AAnPB の細胞サイズはその他の従属栄養細菌よりも大きな傾向にある。細胞サイズの絶対値に幅があるのは、細胞形態を考慮した細胞長からの体積近似式の違いによると考えられる。筆者らの先行研究である Sato-Takabe *et al.* (2015) では、細胞直径から球形近似をしたため、そのほかの先行研究よりも大きい値となっている。

海洋細菌群集の細胞体積は、最大と最小で 10 倍以上の変動幅がある (浜崎, 2006)。一般的に食物連鎖や物質循環といった生態学的な解析には、しばしば生態系内の生物量やその生産量を炭素量で表し、各生物群の相互関係や物質の流れを解析する。細菌現存量においても、計数した細菌数に、別に求めた細胞当たりの炭素量を乗じて炭素現存量に変換する。細胞当たりの炭素量は、自然細菌群集を海水中で一定時間培養し、増加した細菌の細

胞数、細胞の大きさ、炭素量をそれぞれ測定することによって推定されている (浜崎, 2006)。広く用いられている換算係数は、 $20\ \text{fg cell}^{-1}$  であるが (Lee and Fuhrman, 1987; Fukuda *et al.*, 1998)、細菌当たりの炭素含有量は、細胞の「大きさ」によって変わりうる値であり、大きい細胞は炭素含有量が高く、小さい細胞は低い傾向にある。大きい細菌細胞は、1 細胞当たりの炭素量も大きいことを意味しており、このことは同時に細菌生産量や炭素利用能、炭素駆動力が大きい可能性を示唆している。

AAnPB の形態学的多様性もその細胞サイズを考える上で重要である。AAnPB の形態は非常に多様である。AAnPB は基本的には球菌、短桿菌であるが、独自の特殊な形態を発現するものもある (Yukov and Csotonyi, 2009)。その多形発現特性は *Erythrobacter* clade において一般的である。例えば、*Erythromicrobium ramosum* の名前はその枝状構造をつくる傾向から名付けられた。一方、*Citromicrobium bathyomarinus* は 3 部分からなる分裂をする間、独特の Y 字型になる (Yurkov and Csotonyi, 2009)。また、環状細胞を形成する AAnPB である *Rhodocyclus mahoneyensis* も報告されている (Rathgeber *et al.*, 2005)。Mašin *et al.* (2008) や Čuperová *et al.* (2013) では、淡水域における AAnPB として、球菌、桿菌、糸状菌様と実に多様な形態が観察された。サルガッソー海においても、球菌だけでなく、桿菌様、らせん状の AAnPB が多く観察され、全 AAnPB の対する桿菌様、らせん状の AAnPB の細胞数割合は 6 ~ 40% の幅で変動した (Sieracki *et al.*, 2006)。

大きな細胞サイズの細菌は原生生物による捕食を受けやすいという報告がある (Thingstad and Lignell, 1997)。そのため、この大きな細胞サイズという AAnPB の特性もまた微生物ループを介した海洋炭素循環を考える上で、特筆すべき点である。捕食されやすい細菌は、低次から高次の栄養段階へ有機物転送量を上げることになる。次項の AAnPB の生理生態学的特性 3 の速い増殖速度もまた、原生生物による捕食を受けやすい細菌の特性の一つとされている (Thingstad and Lignell, 1997)。「Killing the winner」仮説 (Thingstad and Lignell, 1997; Thingstad, 2000) で述べられているように、勝者は抑えられる (殺される) というのが海洋微生物の一般論の一つとしてある。生態系内で優占し、生体内活性の高い細菌、いわ



ゆる「勝者」が、捕食者やウイルスによって選択的にトップダウンコントロールを受けやすいというものである。これは生態系全体での生物多様性の維持という役割と同時に、優占し、高活性の細菌を「アテ」にすることが、生態系内でのニッチの安定性が高いものに依存出来るという捕食者やウイルス側のメリットに大きく依っているとも考えられる。AAnPBは、全球海洋表層における普遍的分布、高い現存量変動幅、高い増殖活性というその生理生態学的特性から推察すると、ニッチの確立された機能細菌群であると言えるだろう。細胞サイズが大きいというAAnPBの特性は、表面積/体積比が小さくても栄養要求量を充足出来るという、その高い生体内活性を反映していると考えられ、それは次項(5. AAnPBの生理生態学的特性3)で議論する速い増殖速度にも繋がるものである。

### 5. AAnPBの生理生態学的特性3: 速い増殖速度

AAnPBの増殖速度は、他の従属栄養細菌および全細菌群集よりも速いことが報告されている(Koblížek *et al.*, 2007; Ferrera *et al.* 2011; Sato-Takabe *et al.*, 2018)。地中海の海水を用いた擬似現場培養実験においては、無濾過の生海水中のAAnPBの増殖速度は $0.23\text{--}1.82\text{ day}^{-1}$ であったのに対し、全細菌群集のそれは $0.28\text{--}1.03\text{ day}^{-1}$ であった(Ferrera *et al.*, 2011)。また同実験において、AAnPB、全細菌群集共にその増殖速度には実験実施月の違いにより変動幅があり、興味深いことに、海水中の捕食者を除いた実験区においてAAnPBの増殖速度は $3.33\text{--}4.09\text{ day}^{-1}$ と激増した(Ferrera *et al.*, 2011)。筆者らが本邦沿岸域の魚類養殖場内の海水を用いて、 $10\text{--}30^\circ\text{C}$ の培養温度で行なった擬似現場培養実験においては、AAnPBは $0.12\text{--}1.17\text{ day}^{-1}$ であったのに対し、他の従属栄養細菌は $-0.12\text{--}0.57\text{ day}^{-1}$ 、全細菌群集は $-0.07\text{--}0.71\text{ day}^{-1}$ であった(Sato-Takabe *et al.*, 2018)。同実験もFerrera *et al.* (2011)と同様に、捕食者を除いた実験区においてAAnPBの増殖速度は上昇した。これら先行研究の結果はAAnPBの被捕食圧の高さを示唆している(Ferrera *et al.*, 2011; Sato-Takabe *et al.*, 2018)。

一方、Koblížek *et al.* (2007)は細胞数計数ではなく、

BChl *a*のDecay rateから増殖速度を算出する方法を採用しているため、ここではその算出方法の違いを考慮し、細胞数ベースでのFerrera *et al.* (2011)やSato-Takabe *et al.* (2018)の値の比較対象としない。

近年、従属栄養細菌群集の生物量、活性、構造の動態を炭素循環モデルに組み込んで、海洋物質循環の把握および予測をより精度の高いものにしようとする試みが進んでいる(横川, 2011)。Yokokawa and Nagata (2010)が構築した微生物食物網内の炭素循環モデルは、主要系統分類群の増殖速度や原生生物による捕食速度を考慮に入れ、有機物—従属栄養細菌群集—原生生物の炭素の流れを概算して得たものである。彼らのように、細菌を主要系統分類群で分け、各構成要素の炭素駆動力を見積もることは、その流れをより正確に見積もる上で重要な観点である。

先のFerrera *et al.* (2011)の実験系の詳細は、地中海沿岸海水を用いてトップダウンコントロール(原生生物の捕食とウイルスの溶菌)とボトムアップコントロール(栄養塩、溶存有機物の利用)の効果を調整した実験系において、細菌主要系統分類群ごとの増殖速度をAAnPBのそれと比較したというものである。結果として、全ての実験区で細菌主要系統分類群の中では*Alteromonas*グループとAAnPBの2群が他の分類群よりも増殖速度が高いことが示された。実験試水において、原生生物およびウイルスの排除と栄養塩類の添加により、それぞれトップダウンおよびボトムアップコントロール圧を減ざると、全細菌群集や各主要系統分類群の増殖速度は上昇傾向にあり、特にこの2群の増殖速度の上昇幅が大きかった。一方で、低活性細菌の代表格であるSAR11系統群は現存量としては全細菌群集の30%超であったが、増殖速度は全ての実験区で最も遅かった。トップダウンおよびボトムアップコントロール圧を減じた実験区におけるAAnPBの増殖速度の上昇結果は、AAnPBの高い増殖活性の潜在性と自然環境下でのトップダウンおよびボトムアップコントロール圧による増殖律速を示唆している。トップダウンコントロール(原生生物の捕食とウイルスの溶菌)とボトムアップコントロール(栄養塩、溶存有機物の利用)により通常は強く現存量維持/上昇が抑え込まれているということは、原生生物による捕食圧を強く受け、また現場環境より高い量の、もしくは異なる



栄養塩や有機物を要求していることを示唆している。このことは AAnPB が「見かけの」現存量から推定されるよりも高い増殖ポテンシャルを有していることを示している。これは逆に「高い増殖ポテンシャル」を「見かけ」の現存量が反映していないと言い換えることも出来る。

Stegman *et al.* (2014) は河口域から沿岸域において放射性同位体  $^3\text{H}$  を用いたロイシン法と IREM 直接検鏡法を組み合わせた新手法を用いて、AAnPB のロイシン消費速度が他の従属栄養細菌よりも高いことを報告している。AAnPB の高い基質消費量はその現存量以上に AAnPB は水圏の炭素循環に大きく寄与するポテンシャルを有していることを示唆している。

著者らも愛媛県愛南町の真鯛養殖いけす内の海水を用いて、様々な培養水温条件下で AAnPB の増殖速度を測定した (Sato-Takabe *et al.*, 2018)。その結果、AAnPB の増殖速度は捕食者である原生生物の存在の有無にかかわらず、その他の従属栄養細菌よりも高い傾向にあり、かつ捕食者を除いた実験区においてより高かった (Fig. 9)。また、その傾向は水温が高くなるほど顕著になった (Fig. 9)。その他の現場観測でも、水圏環境において AAnPB の現存量は水温に依存的である傾向にあること

が報告されている (Zhang and Jiao, 2007; Mašin *et al.*, 2008; Lamy *et al.*, 2011; Ferrera *et al.*, 2014)。しかしながら、水温と AAnPB 現存量との関係は弱いことが多く、水温は直接的な AAnPB 現存量の支配要因ではなく、間接的に何らかの影響を与えている可能性が高い。興味深いことに、水温は積算日射量と正の相関があることから、AAnPB 現存量と水温との関係は、実は積算日射量、つまり光エネルギー供給量と関連があるのではないかと議論している研究例もある (Ferrera *et al.*, 2014)。

一方、Hauruseu and Koblížek (2012) は、室内培養実験において、暗条件と比べて明条件下では AAnPB の増殖効率 (Bacterial Growth Efficiency, BGE) が上がることを報告している。一般的に  $BGE = (\text{細菌生産, Bacterial Production, BP}) / (\text{BP} + \text{細菌呼吸, Bacterial Respiration, BR})$  と定義されるが、Hauruseu and Koblížek (2012) では、培地中の基質量 ( $[C]_{\text{medium}}$ ) と AAnPB 細胞内への基質同化量 ( $[C]_{\text{biomass}}$ ) の収支 (炭素量  $[C]$  ベース) を、 $BGE = [C]_{\text{biomass}} / [C]_{\text{medium}} \times 100\%$  とし計算をしている。Hauruseu and Koblížek (2012) は、培地中の基質量を測定することで、間接的にはあるが、異化代謝の収支を評価した点がそれまでの研究と大きく

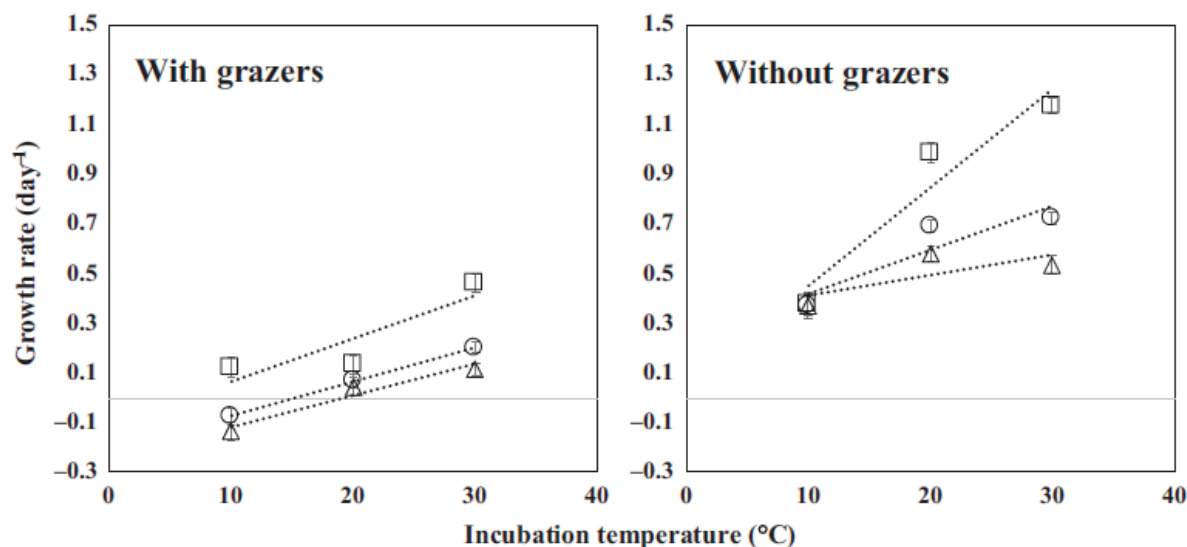


Fig. 9. Relationship between net growth rates and incubation temperatures. AAnPB (squares), non-AAnPB (triangles), and total bacteria (circles) with grazers (left) and without grazers (right). The dotted line indicates the regression. In all cases, a positive slope in all cases indicates the temperature-dependence on the growth rate (Sato-Takabe *et al.*, 2018).

異なる。AAnPBは、光合成電子伝達鎖と呼吸鎖がその反応経路を共有していると考えられており、光合成によるエネルギー生産が呼吸によるエネルギー生産を補完する可能性がある。BGE上昇は、呼吸によるエネルギー消費を抑えている結果と考えられる。また、Biebl and Wagner-Döbler (2006) や Spring *et al.* (2009) では、光の存在により、それぞれ AAnPB の一種である *Dinoroseobacter shibae* と *Congregibacter litoralis* は BP が上昇することを示した。しかしながら、光エネルギー利用による BP および BGE 上昇は恒常的に起こっているわけではない。先行研究結果をまとめると、2種類の AAnPB 培養株 *Erythrobacter* sp. NAP1 株 と *Roseobacter* sp. COL2P 株を用いた連続培養系では、暗条件と比較して明暗条件下では炭素の同化量は 25-110% の幅で変動した (Hauruseu and Koblížek, 2012)。これらの結果から AAnPB は基本的には従属栄養的な増殖に依存しているが、光合成によるエネルギー供給の寄与も一定程度に存

在することを示唆している。

近年, Ferrera *et al.* (2017) は地中海沿岸で採取した海水を用いた擬似現場実験系において、光の存在下で AAnPB の増殖速度が上昇することを実証した。これは、単一培養株を用いた室内培養実験系ではなく、自然環境中で AAnPB が光エネルギー利用による生態学的アドバンテージを享受していることを実証した初めての研究例である。このような自然環境中での AAnPB の光合成能の生態学的な意義を証明するアプローチは今後、全球的に、かつ時空間スケールを広げて進められていく必要がある。

筆者らの先行研究 (Sato-Takabe *et al.*, 2015; 2016; 2018) をもとに、愛媛県宇和海を対象海域として、AAnPB の炭素循環への寄与モデルを現存量 (Abundance, Fig. 10), 増殖速度 (Growth, Fig. 10), 捕食圧 (Grazing, Fig. 10) の観点で、Fig. 10 にまとめた。ここでは、細菌捕食者である原生生物の存在の有無から捕食による

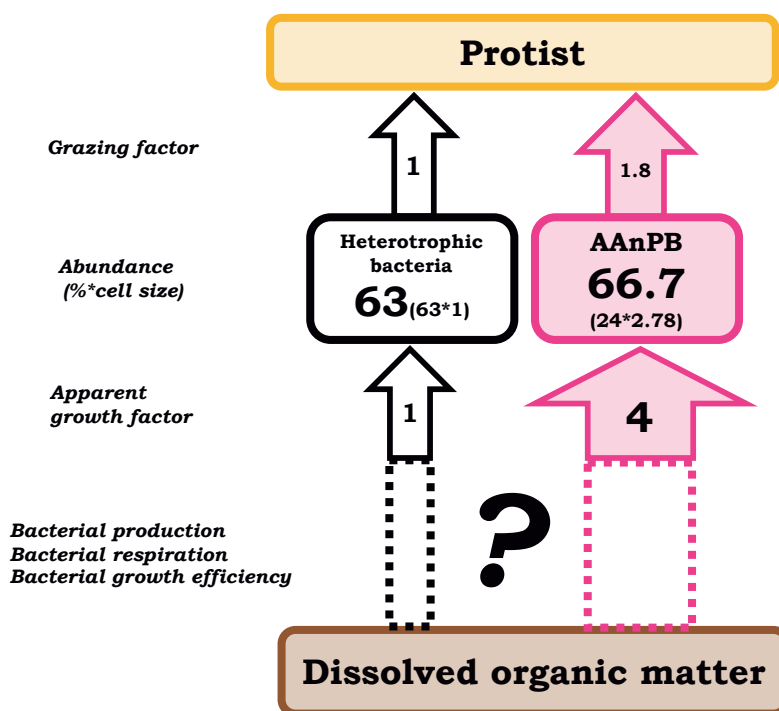


Fig. 10. Box model of the contribution of AAnPB in the carbon cycle of the Uwa Sea, Japan. Bacterial production, respiration and growth efficiency were not estimated. An “apparent” growth factor and grazing factor were calculated on the basis of the microcosm experiment (Sato-Takabe *et al.*, 2018). Bacterial abundances for heterotrophic bacteria and AAnPB were calculated on the basis of the cell number and size.

トップダウンコントロールを考慮し、捕食のされやすさの観点から細菌の死滅度を算出した。本海域における AAnPB の現存量の時空間変動幅としては、現存量割合は全菌数に対して最大で 24% であり、細胞サイズの相対値としてはその他の従属栄養細菌 (Fig. 10 の Heterotrophic bacteria) を 1 とすると、2.24 ~ 2.78 であった (Sato-Takabe *et al.*, 2015; 2016)。これら AAnPB の現存量、細胞サイズの実測最大値から、AAnPB とその他の従属栄養細菌 (全細菌群集 - AAnPB として近似的に算出した) の生物体積ベースでの現存量の比は、従属栄養細菌 (Heterotrophic bacteria): AAnPB = 63 (AAnPB の現存量割合が最大時の従属栄養細菌割合 63% × 相対細胞サイズ 1) : 66.7 (AAnPB の最大現存量割合 24% × 相対細胞サイズの最大時 2.78) = 1 : 1.07 となり、AAnPB の全細菌群集の中での寄与が 50% を超えるときがあることが明らかとなった。ここではシアノバクテリア現存量は計算に考慮していない。さらに、AAnPB の増殖速度は、他の従属栄養細菌 (Fig. 10 の Heterotrophic bacteria) よりも最大で 4 倍 (水温 30°C の捕食者を除いた場合、Sato-Takabe *et al.*, 2018 より算出した) および捕食のされやすさは最大で 1.8 倍 (水温 30°C の捕食者を除いた場合、Sato-Takabe *et al.*, 2018 より算出した) 高いことから、それらに乗ることにより ( $4 \times 1.8 = 7.2$ )、約 7 倍高い効率で、AAnPB は高次栄養段階へと有機物を転送する可能性があることが明らかとなった。本調査海域である宇和海は、長年にわたり日本有数の魚類養殖海域として知られている。全球海洋表層における AAnPB の普遍的分布が明らかになった当初、AAnPB は貧栄養海域において光合成による補助的なエネルギー生産により生残を延ばすことで優占していると考えられていた (Kolber *et al.*, 2000; 2001)。しかしながら、その後の海洋現場観測により AAnPB はむしろ富栄養海域において現存量が高いという報告も多い (Koblížek, 2015)。筆者らによる宇和海の AAnPB 炭素循環モデルの結果からも、魚類養殖場のような極めて富栄養な沿岸海域における AAnPB の炭素循環への寄与の高さが実証された (Fig. 10)。

本章で議論してきた AAnPB の速い増殖速度は、高い基質消費力 (Stegman *et al.*, 2015)、光の存在により高くなる潜在性がある BGE (Hauruseu and Koblížek, 2012)

と BP (Biebl and Wagner-Döbler, 2006; Spring *et al.*, 2009)、有機物供給に対する素早い増殖応答 (Hamasaki *et al.*, 2014) によると考えられ、AAnPB の微生物ループを介した海洋炭素循環を強力に駆動する重要な特性であることを強調する。

## 6. AAnPB の生理生態学的特性 4: 高い潜在的生残能

AAnPB の光合成能の意義の一つの解釈として最も明快な研究例が、1984 年に発表された海洋性 AAnPB 株 *Erythrobacter* sp. OCH 114 (後の *Roseobacter denitrificans*) を用いた室内培養実験である。増殖のための有機基質がない条件下で OCH114 株は、暗条件では生菌数が減少していくのに対し、明条件では生菌数は減少せずに維持され、光の存在下での生残延長の効果が証明された (Shiba, 1984)。この結果は AAnPB が光合成能を「生残上昇」に結び付けることを示唆している。

その後、Kolber *et al.* (2000; 2001) は海洋表層における AAnPB の普遍的分布を明らかにすると共に、その分布特性として貧栄養な外洋で高い現存量を示したと報告している。Lami *et al.* (2007) も同様に、世界で最も貧栄養とされているサルガッソー海で AAnPB 現存量は全細菌に対して 24% であったことを報告しており、これは既報の海洋における AAnPB 現存量割合の最大値である。これらの先行研究も、AAnPB がどうして貧栄養環境下で高い現存量を維持出来るのかという疑問に対して「光合成が有機物濃度制限下における生残戦略として働いている」という仮説を立てている。

筆者らも AAnPB である *Roseobacter* sp. OBYS0001 株を用いて、有機物制限下での光合成生理応答を調べた (Sato-Takabe *et al.*, 2014)。本実験では Satlantic 社の FIRe (Fluorescence Induction and Relaxation) system を用いた BChl *a* 可変蛍光光度法により光合成活性測定を行った。本法は、BChl *a* を励起させることを目的とした Blue (455 nm with 60 nm bandwidth) と Green (540 nm with 60 nm bandwidth) の 2 種類の波長帯の高速フラッシュ LEDs 光を細胞培養液に照射し、RC を強制的に還元状態から酸化状態へ遷移させる。その遷移過程における BChl *a* の蛍光量を解析することで、光合成活性指標

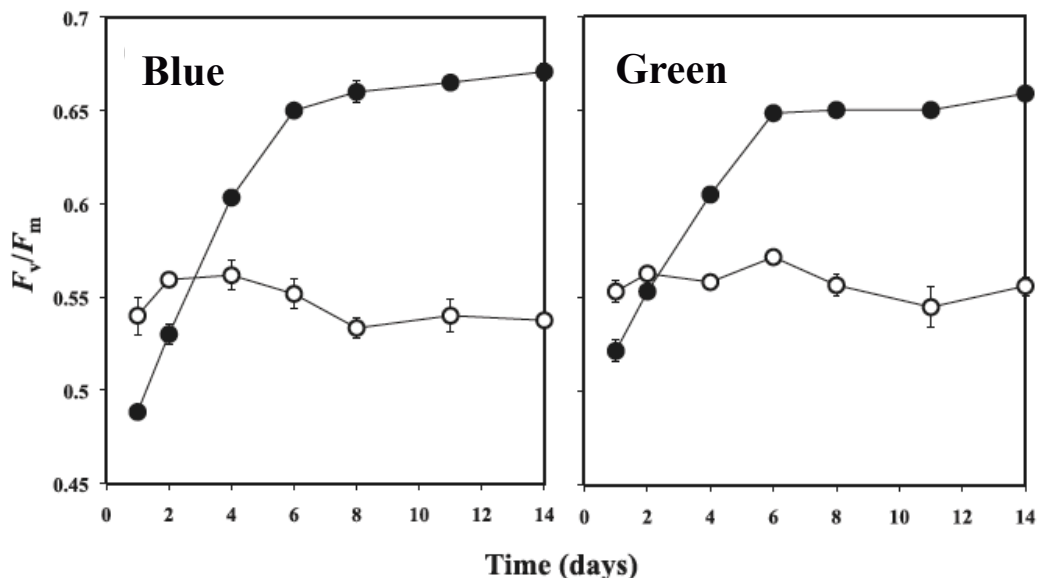


Fig. 11. Under substrate-deficient (●) or substrate-replete conditions (○), changes over time in the photochemical quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ) of the photosystem of *Roseobacter* sp. OBYS 0001 as estimated from the blue and green excitation. The error bar represents the standard error of the mean (Sato-Takabe *et al.*, 2014).

として、RCの有効光吸収断面積とRCにおける光合成反応の最大量子収率を測定することが可能である。その結果として、有機物制限下において *Roseobacter* sp. OBYS0001株は、細胞内BChl *a*量もRCの有効光吸収断面積も変えることなく、RCにおける光合成反応の最大量子収率( $F_v/F_m$ )を上昇させることが明らかになった (Fig. 11)。これは、AAnPBが有機物制限下において光合成活性を上げていることを示している。本実験ではBChl *a*量に対するカロテノイド量の比が $F_v/F_m$ の上昇に伴って高くなることも明らかになり、カロテノイドが光合成活性上昇に寄与していることも示唆された (Sato-Takabe *et al.*, 2014)。AAnPBのカロテノイドの重要性については、次項の7. AAnPBの生理生態学的特性：カロテノイドで詳述する。

AAnPBの光合成はそのPSII型光合成装置の機能を考えるとATP合成だけであるが、光合成に伴い呼吸速度が下がることが報告されている (Koblížek *et al.*, 2010)。Koblížek *et al.* (2010)は、AAnPBの一種である *Roseobacter* sp. COL2P株を用いて、増殖制限下におくという意味で、有機炭素およびリン制限下におけるAAnPBの生理性状を詳細に調べている。その結果、有機炭素および

リン制限下共に、光照射下で呼吸量が70%近くも減少したことを報告している。そのメカニズムについては推測の域を出ないが、光合成によるATP合成により、呼吸によるATP消費を抑制しているのではないかと考えられている。これはBGEの上昇に繋がる。

これらの先行研究 (Shiba, 1984; Kolber *et al.*, 2000; 2001; Lami *et al.*, 2007; Sato-Takabe *et al.*, 2014)は、増殖制限下においてAAnPBが光合成によるATP生産から生体内代謝効率を上昇させる可能性を議論している。ただ、この代謝効率の上昇は高い生残能として自然環境中でAAnPBに生態学的アドバンテージを付与しているのかどうかについては現時点では推測の域を出ない。有機物制限下のような増殖制限下で、光合成により生残を延ばすという戦略をAAnPBが「いつ、どこで、どれくらい」発揮しているのかという点を検証するためには、現場観測に加え、光環境をコントロールした擬似現場実験が必要であると考えている。またAAnPBの生残を評価する方法として、IREM直接検鏡法による細胞数、細胞サイズ定量だけでなく、その生理状態を把握することも必要である。AAnPB特異的な遺伝子やタンパク質を標的としたその発現解析を通して、暗条件と比べて明条



件では生理活性が高いのか検証する必要がある。AAnPB 発見当初から常に議論され続けてきた「AAnPB の高い生残能」を実証することは、その生理生態学的研究においての最重要研究課題である。

## 7. AAnPB の生理生態学的特性 5: カロテノイド

BChl 系光合成色素を RC に配し、光合成における電子供与体として有機物や硫化水素を用いる AAnPB である紅色細菌は古くから知られていたが、それらは嫌気条件下でしか BChl 系光合成色素を生産しない。AAnPB も同様に光合成特性を有するが、唯一異なることは、AAnPB の基本的な増殖モードが好気条件であることである。光酸化ストレスの危険と隣り合わせの AAnPB の光合成は、AAnPB を進化的な祖先としているとすると（本稿 2. 酸素非発生型好気性光合成細菌とは、AAnPB の進化メカニズムより）、非常に特異であると言える。

AAnPB の光合成装置は、もとは還元的な嫌気環境下での光合成反応に適応しているもので、酸化的な好気環境下では光合成反応による活性酸素の発生により高い光酸化ストレスを受ける危険性を孕んでいる。その防御策の一つとして、カロテノイド色素による抗酸化作用に注目する。光合成生物間でのクロロフィル系色素の違いは比較的単純であり、酸素非発生型光合成を行う AAnPB と AAnPB は総じて BChl 系光合成色素を有しており、酸素発生型光合成を行うシアノバクテリアは Chl 系色素を有している (Fig. 3 参照)。一方、カロテノイド系色素は多様性が高く、AAnPB と AAnPB は直鎖状カロテノイドを持つことが特徴である。光合成に直接関与しない非光合成カロテノイドの多様性は高く、光合成カロテノイドと非光合成カロテノイド両方に着目すると、AAnPB のカロテノイドタイプは 5 つのグループに分類される (高市, 2006; Takaichi, 2009)。一方、主要な光合成カロテノイドのみに注目すると、スピリロキサンチンタイプ、スフェロイデノンタイプ、*Erythrobacter* タイプの 3 つに分類できる。それらの生合成経路やそれらを保有する AAnPB の分類については、Takaichi (2009) に詳しく記述されているので、本稿では詳細は割愛するが、スピリロキサンチン、スフェロイデノンとも光捕集し、RC である BChl *a* にエネルギーを転送する光捕集カロテノイドと

して機能する。また、強光などの原因で BChl *a* が過剰に励起され、励起状態のままだと活性酸素種 (Reactive Oxygen Species, ROS) である一重項酸素ができてしまう。通常はカロテノイドがその励起状態を引き取り、カロテノイドは熱エネルギーを放出してその励起状態を解消する。スピリロキサンチン、スフェロイデノンともに、この BChl *a* の励起状態を解消することで光保護カロテノイドとしても機能する。両者の違いとしては、スピリロキサンチンは BChl *a* の三重項状態を (励起エネルギー転移によって自身が三重項状態になることにより) 解消して ROS の発生を防ぐ (ROS 自体は除去できない) 一方、スフェロイデノンは BChl *a* の三重項状態の解消に加えて ROS に対しても除去作用を有するため、より抗酸化作用が高いことが挙げられる。Table 2 にカロテノイド色素組成について、その分析結果が報告されているものを対象に、紅色細菌 (AAnPB) と AAnPB の主要カロテノイドによる分類をまとめた (高市, 2006; Takaichi, 2009)。系統分類上は、スフェロイデノンタイプは Alpha-3 サブクラスの Alpha-proteobacteria 綱に属するものに限定されている。前述の AAnPB である紅色細菌も同様にスフェロイデノンタイプは Alpha-3 サブクラスの Alpha-proteobacteria 綱に属するものに限定されている。それ以外は全てスピリロキサンチンタイプであるが、Beta-proteobacteria 綱の *Roseateles* 属や *Limnohabitans* 属、*Rubrivivax* 属の中にはスピリロキサンチンとスフェロイデノンの両方を生産するものも存在する。一方、*Erythrobacter* タイプはユニークなカロテノイド色素組成を有する (Takaichi *et al.*, 1990)。*Erythrobacter* clade の一種である *Erythrobacter longus* を例にとると、スピリロキサンチンに加え、BChl *a* や光合成タンパク質に結合せず、それらへの光エネルギー転送は行わない非光合成カロテノイドであるエリスロキサンチン硫酸を大量に生産する (Takaichi *et al.*, 1988; Takaichi *et al.*, 1991; Noguchi *et al.*, 1992)。エリスロキサンチン硫酸は主に活性酸素の除去による光保護機能を担うと考えられている (Noguchi *et al.*, 1992)。その他にも *E. longus* は、BChl *a* にエネルギーを転送する主要な光合成カロテノイドとして、ゼアキサンチン、バクテリオルピキサンチナルを生産し、さらに  $\beta$ -カロテンなど多種のカロテノイドを生産する (Takaichi *et al.*, 1990; Noguchi *et al.*, 1992; Sato-Takabe

**Table 2.** Summary of the major carotenoid composition of AAnPB and AnAnPB (purple bacteria) (modified in Takaichi, 2006; 2009). The carotenoid compositions of AAnPB and AnAnPB are classified as two groups; the spirilloxanthin type and spheroidenone type. The latter of these is only composed of Alpha-3 subclass Proteobacteria.

Phototrophs	Proteobacterial subclass	Representative genus/species	spirilloxanthin	spheroidenone	other carotenoids
AAnPB	alpha-1	<i>Acidiphilium</i>	+	-	carotenoid acid
	alpha-2	<i>Bradhyrizzobium</i>	+	-	canthaxanthin
		<i>Methylobacterium radiotolerans</i>	+	-	carotenoid acid
		<i>Methylorubrum rhodium</i>	+	-	C30-carotenoid acid
		<i>Roseobacter</i> , * <i>Litoreaibacter</i>	-	+	-
	alpha-4	<i>Erythrobacter</i>	+	-	**Erythrobacter type
	beta	<i>Roseateles</i> , <i>Limnohabitans</i>	+	+	spheroidene
gamma	<i>Congregibacter</i>	+	-	-	
AnAnPB (purple bacteria)	alpha-1	<i>Rhodospirillum</i>	+	-	-
	alpha-2	<i>Rhodospseudomonas</i>	+	-	-
	alpha-3	<i>Rhodobacter</i>	-	+	spheroidene
	alpha-4	absent			
	beta	<i>Rubrivivax</i>	+	+	-
	gamma	<i>Thiospirillum</i>	+	-	-
		<i>Chromatium</i>	+	-	okenone
	<i>Thiodictyon</i>	+	-	carotenal	

\*Unpublished data from Kanamuro et al. (submitted)

\*\*Erythrobacter type; erythroanthin sulfate, bacteriorubixanthin, zeaxanthin,  $\beta$ -carotene

et al., 2012)。

海洋における AAnPB 分離培養株の代表格のひとつである *Roseobacter* clade は、海洋において普遍的に分布し、全菌数に対する優占率が高いことで、海洋物質循環におけるその生態学的重要性が示唆されている (Buchan et al., 2005; Wagner-Döbler and Biebl, 2006)。 *Roseobacter* clade が、光捕集と共に高い抗酸化の機能を併せ持つスフェロイデノン有すること、さらに *Erythrobacter* clade もまた、実に多機能な多くのカロテノイドを大量に有することは興味深い。複雑で多様なカロテノイド色素は、光合成反応における光捕集と共に、高い光酸化ストレスからの防御機能も担っていると考えられる。 AAnPB が多機能で高効率のカロテノイドを生産することは、その生産コストを費やしても、生命維持やニッチの獲得にとって、光合成がカロテノイドによって補完されるべき価値のある重要な反応であることを示唆しているのではないかと考えられる。今後、AAnPB のカロテノイド色素の機能を明らかにすることは、その生理生態学的特性を明らかにする上での重要なピースになると考えている。

## 8. AAnPB の生残戦略

ここに AAnPB の生残戦略について2つのパラダイムが在る (Fig. 12)。 Fig. 12 の左に示すように、一つは貧栄養環境下における光栄養的側面による生残強化、同図右に示すように、もう一つは富栄養環境下における従属栄養的側面による増殖強化である (Fig. 12)。 AAnPB 発見当初は前者の生残強化の面が、その生態学的特性として注目されていた。それは培養株を用いた室内培養実験での明条件下の生残上昇 (Shiba, 1984) や、海洋観測での貧栄養海域における優占 (Kolber et al., 2000; 2001; Lami et al., 2007) といった AAnPB の生理生態学的特性によって支持されていた。しかしながらその後、多くの海洋観測からはそれとは異なるもう一つの AAnPB の生態像が浮かび上がってきた。それが後者の増殖強化の面であった。貧栄養海域ではなくむしろ沿岸域や河口域といった富栄養水域、中栄養水域において、AAnPB は絶対現存量、全菌数に対する相対現存量ともに高かった (Sieracki et al., 2006; Waidner and Kirchman, 2008; Sato-Takabe et al., 2016; 2018 他多数)。さらに、Ferrera

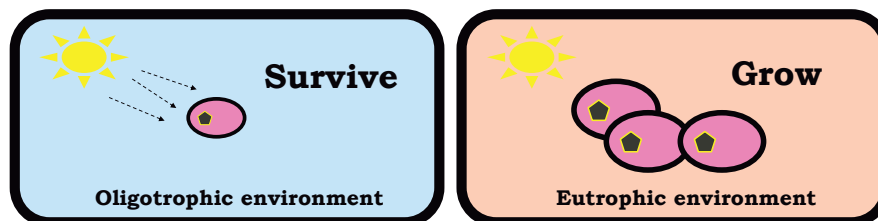


Fig. 12. The two predicted paradigms of AAnPB ecology. The left panel shows the survival strategy and the right one displays the growth strategy.

*et al.* (2011) や Sato-Takabe *et al.* (2018) は擬似現場培養実験から、他の従属栄養細菌系統群と比較して AAnPB が高い増殖能を有することを報告した。その増殖能は強いトップダウンコントロールにより、見た目の現存量よりもはるかに高いものであることも明らかになり、現場観測で得られる現存量で評価される以上の高い増殖ポテンシャルを AAnPB は有している可能性が高い。この2つのパラダイムは、同じ AAnPB 種の中に共存しうるパラダイムなのか、それぞれの戦略は異なる AAnPB が有しているものなのかは不明である。しかしながら、AAnPB が細胞の増殖と生残という最も基本的な2つの生命維持活動において有利な生理学的特性を有していることを、これらの先行研究結果は明らかに示唆している (Shiba, 1984; Kolber *et al.*, 2000; 2001; Sieracki *et al.*, 2006; Lami *et al.*, 2007; Waidner and Kirchman, 2008; Ferrera *et al.*, 2011; Sato-Takabe *et al.*, 2016; 2018)。しかしながら AAnPB にとっての光合成が、環境中で自身の細胞増殖と生残に対しどれほど寄与しているのかという定量的な点についてはほとんど明らかになっていない。北極海の冬季無光環境下において、AAnPB 現存量割合が夏季と同程度に維持されていた報告例がある (Cottrell and Kirchman, 2009)。この結果は AAnPB が光栄養的側面に頼らず、純粋な「従属栄養的増殖」を無光下で維持することを示唆している。今後このように同海域における現場観測および擬似現場培養実験を通して広い時空間スケールを持って明らかにしていく必要がある。

また、AAnPB の光合成生理特性は AAnPB 種間で違いがある。これは、AAnPB の中で生命維持活動における光合成による依存度や光合成の役割にバリエーション

があることを示唆しているのではないかと考えている。本稿の3. AAnPB の生理生態学的特性1: 広い系統学的多様性で論じたように、AAnPB は系統樹上に広く分散しており、また同属内でも AAnPB と non-AAnPB が混在している (Buchan *et al.*, 2005)。AAnPB はその生理性状にも大きな多様性がある可能性が高い。そこで筆者らは Alpha-proteobacteria 綱 Alpha-3 サブクラスに属する AAnPB である *Roseobacter* sp. OBYS0001 と、同綱 Alpha-4 サブクラスに属する AAnPB である *Erythro-bacter longus* を用いて、その生理性状比較を行った (Sato-Takabe *et al.*, 2012)。その結果に先行研究のデータも加え、AAnPB と AnAnPB について、細胞内 BChl *a* 量、比増殖速度 ( $\mu_{\max}$ )、RC における光合成反応の最大量子収率 ( $F_v/F_m$ )、有効光吸収断面積 ( $\sigma_{\text{PSII}}$ )、Light Harvesting, LH 複合体 (LH1 と LH2) の有無を Table 3 にまとめた。*Roseobacter* sp. COL2P は、細胞内 BChl *a* 量に幅があるが、これは有機炭素やリンの制限下という様々な増殖制限下を想定した培養条件下での結果を含んでいるためである (Table 3)。細胞内 BChl *a* 量、比増殖速度、光化学系における光合成反応の最大量子収率、有効光吸収断面積については、Alpha-proteobacteria 綱 Alpha-3 サブクラスと Alpha-4 サブクラスに含まれる株間で大きな違いはなかった (Table 3)。一方で、光合成生理性状に関して注目したいのが、光学特性であった。

Fig. 13 は、*Roseobacter* sp. OBYS0001 と *Erythro-bacter longus* NBRC14126 の光学特性 (吸収スペクトル、光合成励起スペクトル、光合成励起スペクトル/吸収スペクトル比) である。興味深いのは、450-600 nm における光合成励起スペクトル/吸収スペクトルの比が両株では大きく異なる点である。OBYS0001 は同波長領域にお

Table 3. Comparison of the physiological characteristics of AAnPB and AnAnPB strains (Sato-Takabe *et al.*, 2012). The higher  $\sigma_{PSII}$  in *Roseobacter* than in *Erythrobacter* may relate to the presence of LH2 in *Roseobacter* and its absence of LH2 in *Erythrobacter*, as described above.

Organism	Bchl <i>a</i> (ag cell <sup>-1</sup> )	$I_{max}$	$F_v/F_m$	$\sigma_{blue}$	$\sigma_{green}$	$\sigma_{795}$	LH1	LH2	References
<i>Erythrobacter</i> sp. strain NAPI	30–70	2.3 (20°C)	0.80–0.85	40–45 (470 nm)	n.d.	n.d.	+	–	Koblížek <i>et al.</i> (2003)
<i>Roseobacter</i> sp. strain COL2P	39–248	n.d.	~0.7	n.d.	n.d.	n.d.	+	–	Koblížek <i>et al.</i> (2010)
<i>Roseobacter denitrificans</i> strain DSM 7001	n.d.	n.d.	0.75 ± 0.01	n.d.	95 ± 5 (530 nm)	n.d.	+	+	Tang <i>et al.</i> (2010)
<i>Rhodobacter sphaeroides</i> strain 8253	n.d.	n.d.	0.82 ± 0.01	69 ± 2 (470 nm)	n.d.	82 ± 2 (795 nm)	+	+	Koblížek <i>et al.</i> (2005)
<i>Rhodobacter sphaeroides</i> strain M21	n.d.	n.d.	0.77 ± 0.01	28 ± 1 (470 nm)	n.d.	~0	+	–	Koblížek <i>et al.</i> (2005)
<i>Rhodobacter capsulatus</i> strain pTB9991	n.d.	n.d.	0.81 ± 0.01	106 ± 3 (470 nm)	n.d.	100 ± 2 (795 nm)	+	+	Koblížek <i>et al.</i> (2005)
<i>Rhodospirillum rubrum</i> strain S1	n.d.	n.d.	0.74 ± 0.01	16 ± 1 (470 nm)	n.d.	~0	+	–	Koblížek <i>et al.</i> (2005)
<i>Roseobacter</i> sp. strain OBYS 0001	44–95	1.4 (20°C)	0.50–0.58	49–67 (455 nm)	74–104 (540 nm)	n.d.	+	+	This study
<i>Erythrobacter longus</i> strain NBRC 14126	21–50	1.9 (20°C)	0.60–0.68	53–61 (455 nm)	58–67 (540 nm)	n.d.	+	–	This study

$\sigma_{blue}$ ,  $\sigma_{green}$ , and  $\sigma_{795}$  represent  $\sigma$  values obtained by the blue, green, and red excitations, respectively  
n.d. no data

いて吸収した光を効率的に光合成反応に使っているのに対し、NBRC14126はその効率が悪い。この解釈として、*Erythrobacter longus*が生産する大量の非光合成色素エリスロキサンチン硫酸がある。エリスロキサンチン硫酸は本株が生産する全カロテノイド量の70%以上を占めるとされている (Noguchi *et al.*, 1992) が、光エネルギーを光化学系に転送する機能はない。その主要な機能は光保護である (Noguchi *et al.*, 1992)。光保護のカロテノイドを大量に生産するために、相対的に光合成励起スペクトル/吸収スペクトル比が低くなっているのだと考えられる。また、OBYS0001は光捕集タンパク質色素複合体としてLH1とLH2の両方をもつが、NBRC14126はLH1のみである (Table 3)。LH1はRCと隣接している一方、LH2はそのRC+LH1複合体のさらに外側の周辺アンテナ色素タンパク質複合体である。LH2の存在により光合成反応における有効光吸収断面積は大きくなる。以上から、OBYS0001とNBRC14126の光学特性の比較から考察される生態戦略として、OBYS0001は比較的弱光下においてより効率的に光エネルギーを捕集するための光合成装置を、一方のNBRC14126は強光下において光保護作用の高いカロテノイド色素での防御機能を伴った光合成装置を有しているのではないかと想定した。このことは、Alpha-proteobacteria綱Alpha-3サブクラスに属するAAnPBである*Roseobacter* cladeと同綱Alpha-4サブクラスに属するAAnPBである*Erythrobacter* cladeとでは、その光学特性から推察される生残戦略には相違があることを示唆している。しかしながら同綱Alpha-3サブクラスに属するAAnPBの中にはLH2を持たないものも多い (*Roseobacter* sp. COL2P, Koblížek *et al.*, 2010など)。LH2の存在による有効光吸収断面積増大はAlpha-3サブクラス全体の戦略というわけではない。

Yutin *et al.* (2007; 2008) は、非培養法を用いて、全球的に海洋におけるAAnPBの多様性調査を行い、その大きな空間変動と高い系統分類学的多様性を報告している。そこで、AAnPB培養株が属しているProteobacteria綱、Gemmatimonadates綱とは明らかに異なる系統分類学的分枝の「未培養クラスター」が存在することを示した。しかしながら、AAnPB分離培養株の多くはAlpha-proteobacteria綱Alpha-3サブクラスの*Roseobacter* cladeとAlpha-4サブクラスの*Erythrobacter*



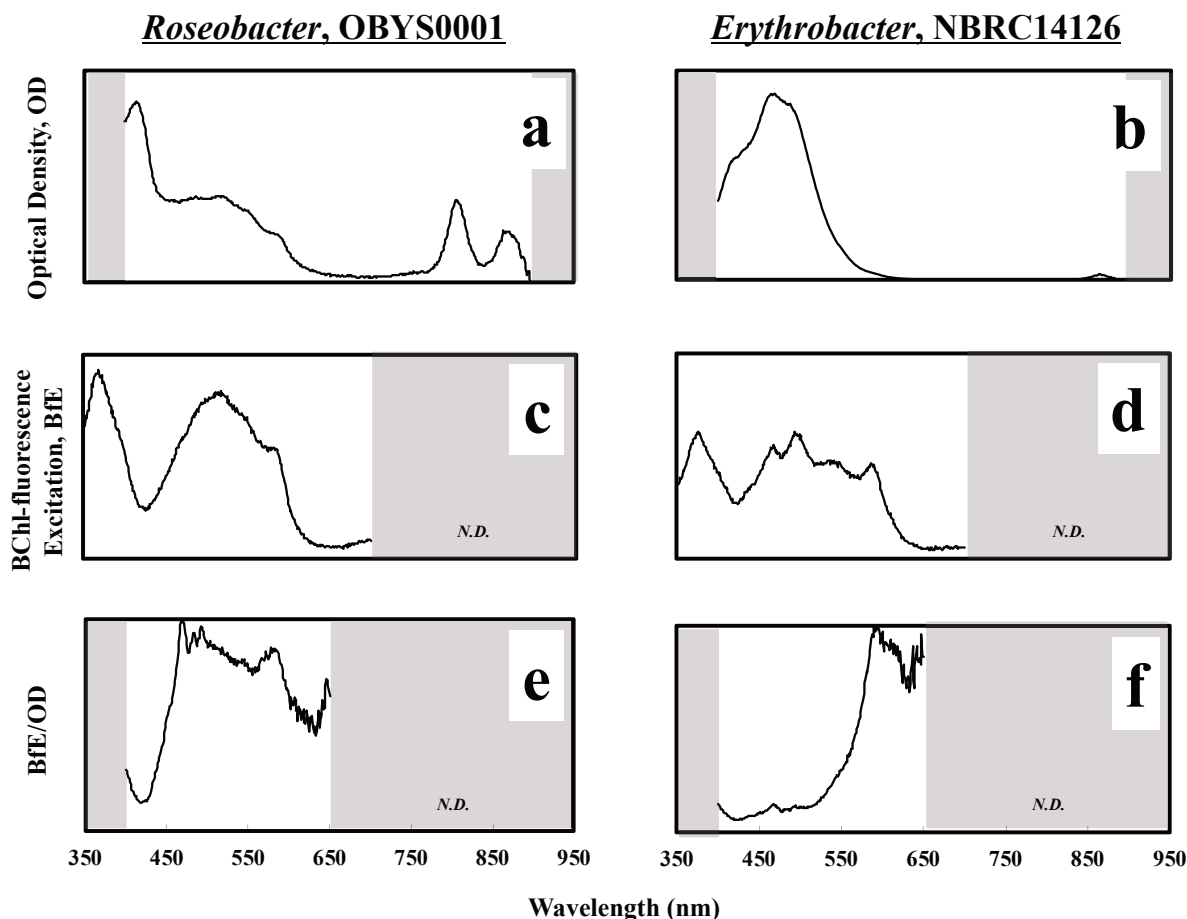


Fig. 13. Spectra of in vivo optical density (a, b), fluorescence excitation (c, d) and fluorescence normalized to optical density of between 350 nm and 700nm (e, f) of OBYS0001 (left panels) and NBRC14126 (right panels) (Sato-Takabe *et al.*, 2012). The gray-colored area represented as “N.D.” was not measured.

clade に限られている (Béjà and Suzuki, 2008)。未培養クラスターはその名の示す通り培養株が得られていないため、その生理性状は未知である。未培養クラスターの AAnPB の生理性状に、これまでその生理性状が調べられてきた AAnPB と比較して、どのような違いがあるのかは今後解明されていくべき重要な研究課題である。未培養クラスターの AAnPB は、AAnPB の 2 つのパラダイム (Fig. 12) を紐解くための鍵になるかもしれない。未培養クラスターの AAnPB が優占しているのは貧栄養海域であり (Yutin *et al.*, 2007)、より貧栄養海域に適応した生理性状を有している可能性がある。未培養クラスターの AAnPB の生理性状は、海洋における AAnPB の

生態に新たな一面を付与するかもしれない。AAnPB 間での光合成特性をより多くの培養株を用いて詳細に比較することで、多様な AAnPB の生残戦略を明らかにすることが出来るであろう。AAnPB 間での光合成生理性状比較の知見は限られており、海洋環境中での AAnPB の生態を理解する上で、今後精力的に進められる必要がある。

## 9. まとめと今後の展望

ここまで海洋における AAnPB の生理生態学的特性からその生残戦略についてまとめてきた。本稿では、AAn-

PBの生理生態学的特性として以下の5点(広い系統学的多様性, 大きな細胞サイズ, 速い増殖速度, 高い潜在的生残能, ユニークなカロテノイド色素組成)を挙げた。これらは, 海洋におけるAAnPBの生残戦略として有効に機能していれば, 彼らにとってニッチを確立するのに大きなアドバンテージである。

一方で, 最も大きな疑問は“AAnPBが「どこにでもいて, 元気」な機能細菌群であることとその光合成能との関連”である。実は, その関連性, メカニズムについては未だに明らかになっていない。AAnPBの栄養様式(代謝様式)である「光従属栄養」が, 生態内でアドバンテージとして十分に機能しているのかどうかという点の定性的および定量的な議論は今後より詳細に深めていく必要がある。具体的には, 「AAnPBが光従属栄養細菌であること」が「光エネルギーを利用して生命活動におけるエネルギー源を得ていること」であり, これは環境中でどれくらい増殖および生残が上昇するかということを意味する。Ferrera *et al.* (2017) が唯一, 環境水を用いた擬似現場実験により光によってAAnPBの増殖速度が上昇することを実証しているが, AAnPBの光エネルギー利用におけるアドバンテージに関する知見は圧倒的に少ない。現時点では, AAnPBが上記5点の生残戦略を有しており, それらにより彼らが環境中で何らかのアドバンテージを享受している可能性があるという「状況証拠」はあるが, 実際にそれらの戦略が環境中で本当に活着しているのかどうかは決定的な「直接証拠」はない。精緻な海洋炭素循環モデル構築とその未来予測のために, 微生物ループ(Fig. 2)を介した細菌という枠組みの中でのAAnPBの寄与メカニズムを考慮する価値は高いのではないかと考えている。なぜならAAnPBは従属栄養細菌のように有機物を利用するが, さらに光エネルギーを用いた補助的なエネルギー生産を行うことで, BPやBGEを上昇させる。これにより全消費基質量当たりのBRを抑えることが出来るため, 生態系内での炭素循環効率の上昇に寄与する可能性がある。これまでBPは従属栄養細菌を想定し暗所での基質消費量として測定されてきた。そこには光エネルギーを補助的に利用して生きている「光従属栄養」という観点はなかった。光従属栄養細菌が優占するような環境では, 細菌駆動型の炭素循環量と効率は明条件下における測定ではその試算がこれまでの

暗条件のものとは変わってくるかもしれない。そこでは, BPだけでなくBRとBGEも考慮することが不可欠である。BPだけでは明確な炭素収支を見積もることは出来ない。増殖速度が速いAAnPBが高率で存在する海域においては, AAnPBのより高効率な駆動メカニズムにより微生物ループを介しての炭素循環効率と循環量が上昇する可能性がある。そうならばAAnPBの炭素循環駆動メカニズムはこれまでの従属栄養細菌ベースでの炭素循環効率と循環量とは異なる新たな試算を与えるであろう。筆者らは愛媛県愛南町の真鯛養殖いけす周辺海域においてAAnPBを含む全細菌群集の炭素循環駆動量を算出した(Fig. 10, Sato-Takabe *et al.*, 2018より算出)。その結果として, AAnPBが高率で存在している本海域において, AAnPBはその他の従属栄養細菌より約7倍の高次栄養段階への炭素駆動量ポテンシャルを有していることが明らかとなった(本稿の5. AAnPBの生理生態学的特性3: 速い増殖速度より)。海洋炭素循環におけるAAnPBのより高効率な駆動メカニズムはこれまでの微生物ループを介しての炭素循環像を大きく変貌させるかもしれない。Fig. 2で示した生物過程が駆動する海洋炭素循環の概略図にAAnPBの位置づけと役割を加えたものとしてFig. 14を示す。光エネルギーを利用出来るAAnPBが, 大きな細胞サイズ, 素早い増殖応答, 速い増殖速度, 高い捕食圧といったその高効率な駆動メカニズムをもって, 高次栄養段階への炭素循環駆動効率を上昇させる可能性を本図は表現している。

### 9.1. AAnPBの妙

AAnPBは実にユニークな生理生態学的特性を併せ持っている。それは, 環境中で優占する上では非常にリーズナブルで巧妙であるが, 奇妙でもある。実際は, 海洋においてAAnPBは「どこにでもいて, 元気」ではあるものの優占することは稀である(本稿2. 酸素非発酵型好気性光合成細菌とはより)。一方, 海洋において全細菌群集の25%超を占める最優占グループであるSAR11系統群(Morris *et al.*, 2002; Giovannoni, 2017)は, いわゆる「Silent Majority」である(Suzuki *et al.*, 2019)。「静かな多数派」の生理活性は低いが, 全細菌群集の中での優占率は高いという意味である。優占率が高いため炭素貯蔵として大きな役割を担っているが, 炭素循環を活発

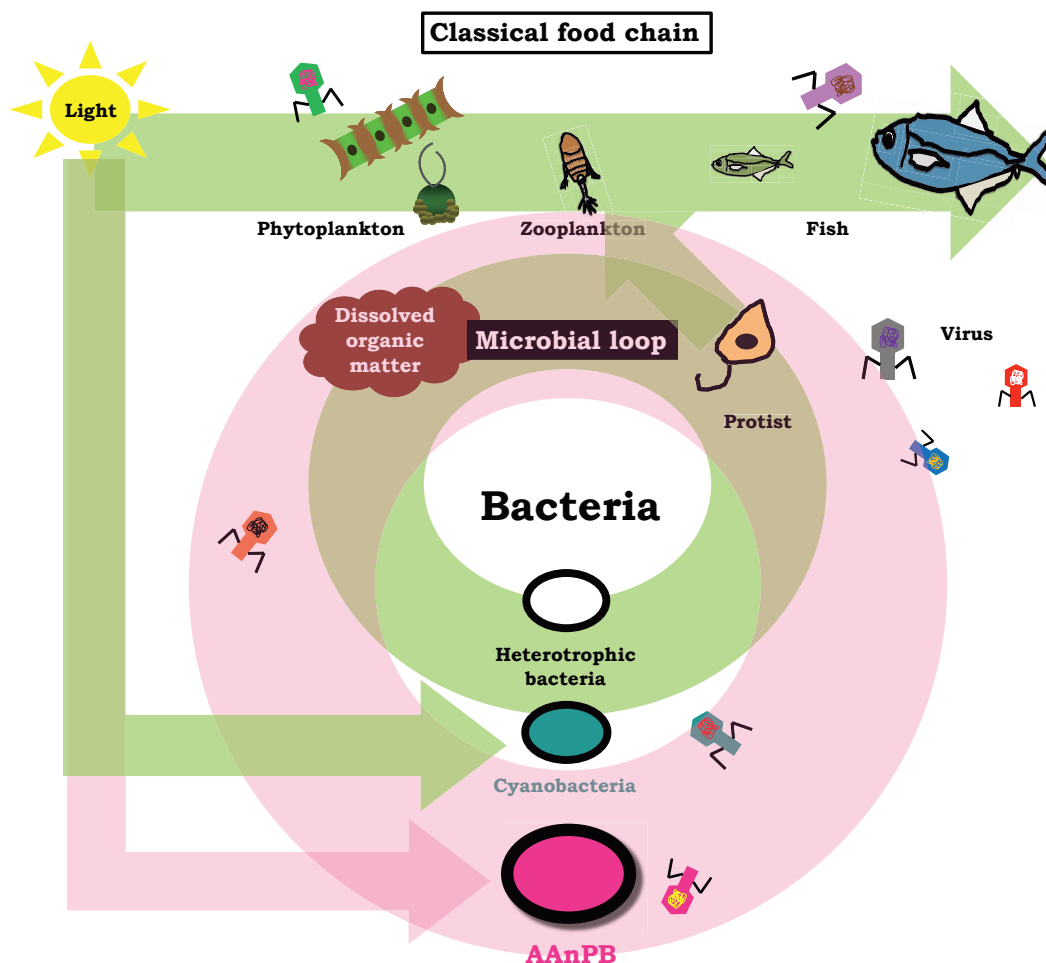


Fig. 14. Conceptual diagram of AAnPB in the carbon cycle in the ocean. The green-colored lines and loop indicate the canonical biological carbon cycle shown in Fig. 2. Green means nutrient-requiring trophodynamics. Pink means AAnPB-mediated photoheterotrophodynamics. The AAnPB could reinforce the carbon cycle via the microbial loop, with various effective strategies, a large cell size, rapid growth, and potentially long-term survival using light.

に駆動するという役割を担う部分は小さいと考えられている。SAR11系統群の分離株である *Pelagibacter ubique* は極めて低栄養要求性で、細胞サイズも小さく、増殖活性も低い (Rappé *et al.*, 2002)。この戦略は、有機物供給が局所的で断続的な極めて低基質濃度の海洋における競合の中で、細胞サイズを小さくすることで、生体内でのDNA複製のためのコストを最小化し、物質輸送を最大化する戦略のもと、なし得たものではないかと考えられている。増殖速度は遅く、他の多くの細菌が有している生体内制御システムを失っているためゲノムサ

イズも小さい (Giovanonni, 2017)。SAR11系統群の生態戦略は、‘ultralow nutrient concentrations’な海洋環境に抗うことなく、適応していったものであるように見える。それに対してAAnPBは、SAR11の真逆である。AAnPBの生理生態学的特性である大きな細胞サイズ、速い増殖速度は、極めて低基質濃度の海洋においては不利である。大きな細胞サイズで、かつ高い増殖活性を維持することは高い基質量をその生体維持に要求するからである。しかしながら、AAnPBは高い基質要求量を満たすことの出来ない時期を耐え忍ぶ術を有している。光

エネルギーを利用し ATP を生産する能力を併せ持つことで、増殖制限下で生残を延ばすことが出来る可能性がある。この増殖と生残の両方を強化する生体内メカニズムを併せ持つことが、海洋において「どこにでもいて、元気」であることを可能にしたのではないだろうか。AAnPB が広い系統学的多様性を有していることは、「好気性光合成能」の獲得と維持に生態学的な意義があったからではないだろうか。その BChl 型の好気性光合成能は、高い光酸化ストレスの危険性を孕むが、AAnPB は防御策として効率的な抗酸化作用を持つカロテノイド色素を持つ。AAnPB のユニークさは、自分にとって悪環境である要因に対して、真正面から向き合っているところにある。「有機物がないから、有機物を使わない」「光酸化ストレスがあるから、光合成をしない」ではないのである。有機物がなくても、いつ供給されるか分からない有機物に備えて、光合成をしてその場を凌いで生残する。そして有機物が供給された時は、すかさず増殖応答し、スパイク的に一気に増える。このスパイク的な増殖応答と現存量上昇は、貧栄養環境の中で生残した AAnPB にとって「待ちに待った」、生態系内での現存量維持にとって重要なイベントである。SAR11 のような基質要求性の低い、低活性細菌は AAnPB のようなスパイク的な増殖応答はせず、安定的に現存量を維持する。しかしながら、低活性細菌は高次栄養段階への有機物転送（溶存有機物～細菌～原生生物）を介して活発に炭素循環を駆動することはない。海洋における局所的かつ断続的な有機物供給に対して素早く増殖応答し、有機物を利用することで有機物の転送や変質を進めるのは、AAnPB のような高活性細菌である。植物プランクトンブルームや大型生物の死骸発生のような有機物の供給イベントは、それ自体は一時的なものであったとしても、その有機物が細菌に利用されることで、大型生物といった高次栄養段階への有機物転送や、変質による有機物分解性の低下により、大きな時空間スケールでその影響は維持される。スパイク的な増殖応答と現存量上昇は、AAnPB 自身にとってだけでなく、海洋炭素循環の様々な駆動メカニズムに大きな意味を持つことになる。

なぜ AAnPB は優占しないのか。AAnPB 自身は有機物供給に素早く応答し、有機物を利用して増殖することで、溶存有機物を細菌へとその栄養段階を上げる。そし

て、その高い増殖活性、大きな細胞サイズがゆえに、細菌捕食者によるトップダウンコントロールを強く受けることになる（ここでは、ウイルスによるトップダウンコントロールについては議論しないが、今後の研究課題としての重要性を改めて強調しておく）。この高いトップダウンコントロール圧が、海洋炭素循環における有機物の転送をさらに高次の栄養段階へと引き上げると同時に、AAnPB 自身が海洋で優占することを妨げている。AAnPB の巧妙な生残戦略は、自身のリスクやコストを厭わず、海洋炭素循環を駆動することに帰する。巧妙な生残戦略を持ち合わせ、海洋炭素循環に大きな影響力を持ちながらも、決して自身は環境中で優占することのない奇妙さ。「どこにでもいて、元気」な AAnPB の為せる妙である。

## 謝辞

東京大学大気海洋研究所浜崎恒二教授、北海道大学環境科学院鈴木光次教授、北海道大学環境科学院山下洋平准教授、愛媛大学沿岸環境科学研究センター鈴木聡教授、東京都立大学嶋田敬三名誉教授、東京農業大学高市真一教授、Institute of Microbiology, The Czech Academy of Science Michal Koblížek 教授、とらや水産山下勇造氏の皆様の多くのご指導と議論の時間に心から感謝致します。

東京大学大気海洋研究所塩崎拓平准教授、東京都立大学花田智教授、産業技術総合研究所鈴木昌弘上級主任研究員、同塚崎あゆみ主任研究員にも感謝致します。

本稿のご編集を頂きました、鹿児島大学小針統准教授、ご査読を頂きました2名のレビューの方々には、本稿をご評価頂き、数多くの大きな研究の視点をお示し頂きました。深く感謝致します。

最後に、AAnPB の発見者である水産大学校 特命教授 芝恒男先生に心から敬意を表します。

## References

- Allgaier, M., H. Uphoff, A. Felske, and I. Wagner-Döbler (2003) : Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria from diverse marine habitats. *Appl. Environ. Microbiol.*, **69**, 5051-5059. doi:10.1128/AEM.69.9.5051-5059.2003.
- Anthony, J. R., J. D. Newman, and T. J. Donohue (2004) : Interactions be-



- tween the *Rhodobacter sphaeroides* ECF sigma factor,  $\sigma E$ , and its anti-sigma factor, ChrR. *J. Mol. Biol.*, **341**, 345-360. doi:10.1016/j.jmb.2004.06.018.
- Anthony, J. R., K. L. Warczak, and T. J. Donohue (2005) : A transcriptional response to singlet oxygen, a toxic byproduct of photosynthesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 6502-6507. doi:10.1073/pnas.0502225102.
- Arahall, D. R., M. J. Pujalte, and L. Rodrigo-Torres (2016) : Draft genomic sequence of *Nereida ignava* CECT 5292T, a marine bacterium of the family *Rhodobacteraceae*. *Stand. Genome. Sci.*, **11**, 21. doi:10.1186/s40793-016-0141-2.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil, and F. Thingstad (1983) : The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263. doi:10.3354/meps010257.
- Beatty, J. T. (2002) : On the natural selection and evolution of the aerobic phototrophic bacteria. *Photosynth. Res.*, **73**, 109-114. doi:10.1023/a:1020493518379.
- Béjā, O., M. T. Suzuki, J. F. Heidelberg, W. C. Nelson, C. M. Preston, T. Hamada, J. A. Eisen, C. M. Fraser, and E. F. DeLong (2002) : Unsuspected diversity among marine aerobic anoxygenic phototrophs. *Nature*, **415**, 630-633. doi:10.1038/415630a.
- Béjā, O., and M. T. Suzuki (2008) : Photoheterotrophic marine prokaryotes, p. 131-158. In *Microbial Ecology of the Ocean*, edited by D.L. Kirchman, Wiley-Liss, New York, USA.
- Berghoff, B. A., J. Glaeser, A. M. Nuss, M. Zobawa, F. Lottspeich, and G. Klug (2011) : Anoxygenic photosynthesis and photooxidative stress: a particular challenge for *Roseobacter*. *Environ. Microbiol.*, **13**, 775-791. doi:10.1111/j.1462-2920.2010.02381x.
- Biebl, H., and I. Wagner-Döbler (2006) : Growth and bacteriochlorophyll *a* formation in taxonomically diverse aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in chemostat culture: influence of light regiment and starvation. *Process. Biochem.*, **41**, 2153-2159. doi:10.1016/J.PROCBIO.2006.06.029.
- Brinkmann, H., M. Göker, M. Koblížek, I. Wagner-Döbler, and J. Petersen (2018) : Horizontal operon transfer, plasmids, and the evolution of photosynthesis in *Rhodobacteraceae*. *ISME J.*, **12**, 1994-2010. doi:10.1038/s41396-018-0150-9.
- Buchan, A., J. M. González, and M. A. Moran (2005) : Overview of the marine *Roseobacter* lineage. *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 5665-5677. doi:10.1128/AEM.71.10.5665-5677.2005.
- Cottrell, M.T. and D.L. Kirchman (2009) : Photoheterotrophic microbes in the Arctic Ocean in summer and winter. *Appl. Environ. Microbiol.*, **75**, 4958-4966. doi:10.1128/AEM.00117-09.
- Čuperová, Z., E. Holzer, I. Salka, R. Sommaruga, and M. Koblížek (2013) : Temporal changes and altitudinal distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in mountain lakes. *Appl. Environ. Microbiol.*, **79**, 6439-6446. doi:10.1128/AEM.01526-13.
- Ferrera, I., J. M. Gasol, M. Sebastián, E. Hojerová, and M. Koblížek (2011) : Comparison of growth rates of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria and other bacterioplankton groups in coastal Mediterranean waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, **77**, 7451-7458. doi:10.1128/AEM.00208-11.
- Ferrera, I., C. M. Borrego, G. Salazar, and J. M. Gasol (2014) : Marked seasonality of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the coastal NW Mediterranean Sea as revealed by cell abundance, pigment concentration and pyrosequencing of *pufM* gene. *Environ. Microbiol.*, **16**, 2953-2965. doi:10.1111/1462-2920.12278.
- Ferrera, I., H. Sarmiento, J. C. Priscu, A. Chiuchiolo, J. M. González, and H. P. Grossart (2017) : Diversity and distribution of freshwater aerobic anoxygenic phototrophic bacteria across a wide latitudinal gradient. *Front. Microbiol.*, **8**, 175. doi:10.3389/fmicb.2017.00175.
- Fukuda, R., H. Ogawa, T. Nagata, and I. Koike (1998) : Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **64**, 3352-3358. doi:10.1128/AEM.64.9.3352-3358.1998.
- Fuchs, B. M., S. Spring, H. Teeling, C. Quast, J. Wulf, M. Schattnerhofer, S. Yan, S. Ferriera, J. Johnson, F. O. Glöckner, and R. Amann (2007) : Characterization of a marine gammaproteobacterium capable of aerobic anoxygenic photosynthesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 2891-2896. doi:10.1073/pnas.0608046104.
- Giovannoni, S. J. (2017) : SAR11 Bacteria: The most abundant plankton in the oceans. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, **9**, 231-255. doi:10.1146/annurev-marine-010814-015934.
- Graham, E. D., J. F. Heidelberg, and B. J. Tully (2018) : Potential for primary productivity in a globally-distributed bacterial phototroph. *ISME J.*, **12**, 1861-1866. doi:10.1038/s41396-018-0091-3.
- Hamasaki, K., Y. Sato-Takabe, A. Taniguchi, and Y. Tada (2014) : Photoheterotrophic process in surface seawater environments. *Western Pacific Air-Sea Interaction Study*. doi:10.5047/w-pass.a03.003.
- 浜崎恒二 (2006) : 細菌群集の現存量, 生産量および群集組成, p.103-126. 海洋生物の連鎖, 木暮一啓編, 東海大学出版会.
- 浜崎恒二 (2007) : 海洋における光合成細菌の分布と微生物海洋学への展望. 日本微生物生態学会誌 22巻, 5-14.
- Hamilton, T. L. (2019) : The trouble with oxygen: The ecophysiology of extant phototrophs and implications for the evolution of oxygenic photosynthesis. *Free. Radical. Bio. Med.*, **140**, 233-249. doi:10.1016/j.freeradbiomed.2019.05.003.
- Jung, Y.T., S. Park, J. S. Lee, and J. H. Yoon (2017) : *Roseobacter ponti* sp. nov., isolated from seawater. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **67**, 2189-2194. doi:10.1099/ijsem.0.001922.
- Kirchman, D.L., and T. E. Hanson (2013) : Bioenergetics of photoheterotrophic bacteria in the oceans. *Environ. Microbiol. Rep.*, **5**, 188-199. doi:10.1111/j.1758-2229.2012.00367.x.
- Koblížek, M., O. Béjā, R. R. Bidigare, S. Christensen, B. Benitez-Nelson, C. Vetriani, M. K. Kolber, P. G. Falkowski, and Z. S. Kolber (2003) : Isolation and characterization of *Erythrobacter* sp. strains from the upper ocean. *Arch. Microbiol.*, **180**, 327-338. doi:10.1007/s00203-003-0596-6.
- Koblížek, M., M. Mašín, J. Ras, A. J. Poulton, and O. Prášil (2007) : Rapid growth rates of aerobic anoxygenic phototrophs in the oceans. *Environ. Microbiol.*, **9**, 2401-2406. doi:10.1111/j.1462-2920.2007.01354.x.
- Koblížek, M., J. Mlcousková, Z. Kolber, and J. Kopecký (2010) : On the photosynthetic properties of marine bacterium COL2P belonging to *Roseobacter* clade. *Arch. Microbiol.*, **192**, 41-49. doi:10.1007/s00203-009-0529-0.
- Koblížek, M., Y. Zeng, A. Horák, and M. Oborník (2013) : Chapter 13, Regressive evolution of photosynthesis in the *Roseobacter* clade. *Adv. Bot. Res.*, 385-405. In *Genome evolution of Photosynthetic bacteria*, edited by J. T. Beatty, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Koblížek, M. (2015) : Ecology of aerobic anoxygenic phototrophs in aquatic environments. *FEMS Microbiol. Rev.*, **39**, 854-870. doi:10.1093/femsre/fuv032.
- Kogure, K., U. Simidu, and N. Taga (1979) : A tentative direct microscopic

- method for counting living marine bacteria. *Can. J. Microbiol.*, **25**, 415-420. doi:10.1139/m79-063.
- Kolber, Z. S., C. L. Van Dover, R. A. Niderman, and P. G. Falkowski (2000) : Bacterial photosynthesis in surface waters of the open ocean. *Nature*, **407**, 177-179. doi:10.1038/35025044.
- Kolber, Z. S., F. G. Plumley, A. S. A. Lang, J. T. Beatty, R. E. Blankenship, C. L. Van Dover, C. Vetriani, M. Koblížek, C. Rathgeber, and P. G. Falkowski (2001) : Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean. *Science*, **292**, 2492-2495. doi:10.1126/science.1059707.
- Lami, R., M. T. Cottrell, J. Ras, O. Ulloa, I. Obernosterer, H. Claustre, D. L. Kirchman, and P. Lebaron (2007) : High abundances of aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria in the South Pacific Ocean. *Appl. Environ. Microbiol.*, **73**, 4198-4205. doi:10.1128/AEM.02652-06.
- Lami, R., Z. Cuperová, J. Ras, P. Lebaron, and M. Koblížek (2009) Distribution of free-living and particle-attached aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in marine environments. *Aquat. Microb. Ecol.*, **55**, 31-38. doi:10.3354/ame01282.
- Lamy, D., P. De Carvalho-Maalouf, M. T. Cottrell, R. Lami, P. Catala, L. Oriol, J. Caparros, J. Ras, D. L. Kirchman, and P. Lebaron (2011) : Seasonal dynamics of aerobic anoxygenic phototrophs in a Mediterranean coastal lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, **62**, 153-163. doi:10.1007/s12223-019-00735-x.
- Lee, S., and J. A. Fuhrman (1987) : Relationship between biovolume and biomass of naturally-derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, **52**, 1298-1303. doi:10.1128/AEM.53.6.1298-1303.1987.
- Legendra, L., and F. Rassoulzadegan (1996) Food-web mediated export of biogenic carbon in the oceans: hydrodynamic control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **145**, 179-193. doi:10.3354/meps145179.
- Liu, Y., Q. Zheng, W. Lin, and N. Jiao (2018) : Characteristics and evolutionary analysis of photosynthetic gene clusters on extrachromosomal replicons: from streamlined plasmids to chromids. *mSystems*, **4**, e00358-19. doi:10.1128/mSystems.00358-19.
- Lloyd, K.G., A. D. Steen, J. Ladau, J. Yin, J. and L. Crosby (2018) : Phylogenetically novel uncultured microbial cells dominate earth microbiomes. *mSystems*, **3**, e00055-18. doi:10.1128/mSystems.00358-19.
- Magnabosco, C., K. R. Moore, J. M. Wolfe, and G. P. Fournier (2017) : Dating phototrophic microbial lineages with reticulate gene histories. *Geobiology*, **16**, 179-189. doi:10.1111/gbi.12273.
- Mašín, M., J. Nedoma, L. Pechar, and M. Koblížek (2008) : Distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in temperate freshwater systems. *Environ. Microbiol.*, **10**, 1988-1996. doi:10.1111/j.1462-2920.2008.01615.x.
- Morris, R. M., M. S. Rappé, S. A. Connon, K. L. Vergin, W. A. Siebold, C. A. Carlson, and S. J. Giovannoni (2002) : SAR11 clade dominates ocean surface bacterioplankton communities. *Nature*, **420**, 806-810. doi:10.1038/nature01240.
- Noguchi, T., H. Hayashi, K. Shimada, S. Takaichi, and M. Tasumi (1992) : In vivo states and functions of carotenoids in an aerobic photosynthetic bacterium, *Erythrobacter longus*. *Photosynth. Res.*, **31**, 21-30. doi:10.1007/BF00049533.
- Nuss, A. M., J. Glaeser, B. A. Berghoff, and G. Klug (2010) : Overlapping alternative sigma factor regulons in the response to singlet oxygen in *Rhodobacter sphaeroides*. *J. Bacteriol.*, **192**, 2613-2623. doi:10.1128/JB.01605-09.
- Nuss, A. M., J. Glaeser, and G. Klug (2009) : RpoHIII activates oxidative-stress defense systems and is controlled by RpoE in the singlet oxygen-dependent response in *Rhodobacter sphaeroides*. *J. Bacteriol.*, **191**, 220-230. doi:10.1128/JB.00925-08.
- Park, S., J.-M. Park, D.-S. Park, and J.-H. Yoon (2014) : *Litoreibacter ponti* sp. nov., isolated from seawater. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **64**, 3810-3815. doi:10.1099/ijs.0.066654-0.
- Rappé, M.S., A. Connon, K. L. Vergin, and S. J. Giovannoni (2002) : Cultivation of the ubiquitous SAR11 marine bacterioplankton clade. *Nature*, **418**, 630-631. doi:10.1038/nature00917.
- Rodrigo-Torres, L., M. Pujalte, and D. R. Arahal (2016) : Draft genomes of *Nautrella italica* strains CECT 7645<sup>T</sup> and CECT 7321: Two roseobacters with potential pathogenic and biotechnological trait. *Mar. Genom.*, **26**, 73-80. doi:10.1016/j.margen.2016.01.001.
- Sato-Takabe, Y., K. Hamasaki, and K. Suzuki (2012) : Photosynthetic characteristics of marine aerobic anoxygenic phototrophic bacteria *Roseobacter* and *Erythrobacter* strains. *Arch. Microbiol.*, **194**, 331-341. doi:10.1007/s00203-011-0761-2.
- Sato-Takabe, Y., K. Hamasaki, and K. Suzuki (2014) : Photosynthetic competence of marine aerobic anoxygenic phototrophic bacterium *Roseobacter* sp. under organic substrate limitation. *Microb. Environ.*, **29**, 100-103. doi:10.1264/jsme2.ME13130.
- Sato-Takabe, Y., S. Suzuki, R. Shishikura, K. Hamasaki, Y. Tada, T. Kataoka, T. Yokokawa, N. Yoshie, and S. Suzuki (2015) : Spatial distribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the Uwa Sea, Japan. *J. Oceanogr.*, **71**, 151-159. doi:10.1007/s10872-014-0267-z.
- Sato-Takabe, Y., H. Nakao, T. Kataoka, T. Yokokawa, K. Hamasaki, K. Ohta, and S. Suzuki (2016) : Abundance of common aerobic anoxygenic phototrophic bacteria around coastal aquaculture area. *Front. Microbiol.*, **7**, 1996. doi:10.3389/fmicb.2016.01996.
- Sato-Takabe, Y., K. Hamasaki, and S. Suzuki (2018) : High temperature accelerates growth of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in seawater. *Microbiology Open*, **e00710**. doi:10.1002/mbo.3710.
- Sato-Takabe, Y., S. Hirose, T. Hori, and S. Hanada (2020) : Abundance and spatial distribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in Tama River, Japan. *Water*, **12**, 150. doi:10.3390/w12010150.
- Shiba, T., U. Shimidu, and N. Taga (1979) : Distribution of aerobic bacteria which contain bacteriochlorophyll *a*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **38**, 43-45. doi:10.1128/aem.38.1.43-45.1979.
- Shiba, T. (1984) : Utilization of light energy by the strictly aerobic bacteria *Erythrobacter* sp. OCH 114. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **30**, 239-244. doi:10.2323/jgam.30.239.
- Shiba, T. (1991) : *Roseobacter litoralis* gen. nov., sp. nov., and *Roseobacter denitrificans* sp. nov., aerobic pink-pigmented bacteria which contain bacteriochlorophyll *a*. *Syst. Appl. Microbiol.*, **14**, 140-145. doi:10.1016/S0723-2020(11)80292-4.
- Shiba, T., Y. Shioi, K. I. Takamiya, D. C. Sutton, and C. R. Wilkinson (1991) Distribution and physiology of aerobic bacteria containing bacteriochlorophyll *a* on the east and west coast of Australia. *Appl. Environ. Microbiol.*, **57**, 295-300. doi:10.1128/AEM.57.1.295-300.1991.
- Shiba, T. (1995) : Distribution of aerobic bacteriochlorophyll-containing bacteria in Otsuchi bay, Iwate. *Fish. Sci.*, **61**, 245-248. doi:10.1128/AEM.38.1.43-45.1979.
- Sieracki, M. E., J. C. Glig, E. C. Their, N. J. Poulton, and R. Goericke (2006) : Distribution of planktonic aerobic anoxygenic photoheterotrophic bacteria in the northwest Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, **51**, 38-44.

- doi:10.4319/lo.2006.51.1.0038.
- Soora, M., J. Tomasch, H. Wang, V. Michael, J. Peterson, B. Engelon, I. Wagner-Döbler, H. Cypionka (2015) : Oxidative stress and starvation in *Dinoroseobacter shibae*: the role of extrachromosomal elements. *Front. Microbiol.*, **6**, 223. doi:10.3389/fmicb.2015.00233.
- Spring, S., H. Lünsdorf, B. M. Fuchs, B. J. Tindall (2009) : The photosynthetic apparatus and its regulation in the aerobic gammaproteobacterium *Congregibacter litoralis* gen. nov., sp. nov. *PLoS One*, **4**, e4866. doi:10.1371/journal.pone.0004866.
- Stackebrandt, E., and J. Ebers (2006) : Taxonomic parameters revisited: tarnished gold standards. *Microbiology Today*, **33**, 152-155.
- Staley, J.T., and A. Konopka (1985) : Measurement of in situ activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. *Annu. Rev. Microbiol.*, **39**, 321-346. doi:10.1146/annurev.mi.39.100185.001541.
- Stegman, M.R., M. T. Cottrell, and D. L. Kirchman (2014) : Leucine incorporation by aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the Delaware estuary. *ISME J.*, **8**, 2339-2348. doi:10.1038/ismej.2014.75.
- Suzuki, S., S. Nakanishi, M. Tamminen, T. Yokokawa, Y. Sato-Takabe, K. Ohta, H.-Y. Chou, W. I. Muziasari, and M. Virta (2019) : Occurrence of *sul* and *tet* (M) genes in bacterial community in Japanese marine aquaculture environment through the year: profile comparison with Taiwanese and Finnish aquaculture waters. *Sci. Total Environ.*, **669**, 649-656. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.03.111.
- Swingley, W. D., S. Sadekar, S. D. Mastrian, H. J. Matthies, J. Hao, H. Ramos, C. R. Acharya, A. L. Conrad, H. L. Taylor, L. C. Dejesa, M. K. Shah, M. E. O'Huallachain, M. T. Lince, R. E. Blankenship, J. T. Beatty, and J. W. Touchman (2007) : The complete genome sequence of *Roseobacter denitrificans* reveals a mixotrophic rather than photosynthetic metabolism. *J. Bacteriol.*, **189**, 683-690. doi:10.1128/JB.01390-06.
- Takaichi, S., K. Shimada, and J.-I. Ishidsu (1988) : Monocyclic cross-conjugated carotenal from an aerobic photosynthetic bacterium, *Erythrobacter longus*. *Photochem.*, **27**, 3605-3609. doi:10.1016/0031-9422(88)80776-3.
- Takaichi, S., K. Shimada, J.-I. Ishidsu (1990) : Carotenoid from the aerobic photosynthetic bacterium *Erythrobacter longus*: b-carotene and its hydroxyl derivatives. *Arch. Microbiol.*, **153**, 118-122. doi:10.1007/BF00247807.
- Takaichi, S., K. Furuhashi, J.-I. Ishidsu, and K. Shimada (1991) : Carotenoid sulphates from the aerobic photosynthetic bacterium *Erythrobacter longus*. *Photochem.*, **30**, 3411-3415. doi:10.1016/0031-9422(91)83219-B.
- Takaichi, S. (2009) : Distribution and biosynthesis of carotenoids, p. 97-117. In *The Purple Phototrophic Bacteria*, edited by N. C. Hunter, F. Daldul, M. C. Thurnaner and J. T. Beatty, Springer Science Business Media B. V., Berlin.
- 高市真一 (2006) : 生合成経路とその遺伝子, p. 109-156. カロテノイド-その多様性と生理活性, 高市真一編著, 裳華房.
- Tang, K., X. Feng, Y.J. Tang, and R.E. Blankenship (2009) : Carbohydrate metabolism and carbon fixation in *Roseobacter denitrificans* OCh 114. *PLoS One*, **4**, e7233. doi:10.1371/journal.pone.0007233.
- Thingstad, T. F. and R. Lignell (1997) : Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquat. Microb. Ecol.*, **13**, 19-27. doi:10.3354/ame013019.
- Thingstad, T. F. (2000) : Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 1320-1328. doi:10.4319/lo.2000.45.6.1320.
- Tomasch, J., R. Gohl, B. Bunk, M. S. Diez, and I. Wagner-Döbler (2011) : Transcriptional response of the photoheterotrophic marine bacterium *Dinoroseobacter shibae* to changing light regimes. *ISME J.*, **5**, 1957-1968. doi:10.1038/ismej.2011.68.
- Wagner-Döbler, I. and H. Biebl (2006) : Environmental biology of the marine *Roseobacter* lineage. *Annu. Rev. Microbiol.*, **60**, 255-280. doi:10.1146/annurev.micro.60.080805.142115.
- Wainder, L. A., and D. L. Kirchman (2007) : Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria attached to particles in turbid waters of the Delaware and Chesapeake estuaries. *Appl. Environ. Microbiol.*, **73**, 3936-3944. doi:10.1128/AEM.00592-07.
- Yokokawa, T., and T. Nagata (2010) : Linking bacterial community structure to carbon fluxes in marine environments. *J. Oceanogr.*, **66**, 1-12. doi:10.1007/s10872-010-0001-4.
- 横川太一 (2011) : 細菌群集が支える海洋物質循環, p.206-221. 微生物の生態学, 日本生態学会編, 共立出版.
- Yurkov, V., and J. T. Csotonyi (2009) : New light on aerobic anoxygenic phototrophs, p. 31-55. In *The Purple Phototrophic Bacteria*, edited by N. Hunter, F. Daldul, M. C. Thurnaner, and J. T. Beatty, Springer Science Business Media B. V., Berlin.
- Yutin, N., M. T. Suzuki, H. Teeling, M. Weber, J. C. Venter, D. B. Rusch, and O. Béjà (2007) : Assessing diversity and biogeography of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in surface waters of the Atlantic and Pacific Oceans using the Global Ocean Sampling expedition metagenomes. *Environ. Microbiol.*, **9**, 1464-1475. doi:10.1111/j.1462-2920.2007.01265.x.
- Yutin, N., O. Béjà, M. T. Suzuki (2008) : The use of denaturing gradient gel electrophoresis with fully degenerate *pufM* primers to monitor aerobic anoxygenic phototrophic assemblages. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **6**, 427-440. doi:10.4319/lom.2008.6.427.
- Zeng, Y., V. Kasalický, K. Šimek, and M. Koblížek (2012) : Genome sequences of two freshwater betabacterial isolates, *Limnohabitans* species strains Rim28 and Rim47, indicate their capabilities as both photoautotrophs and ammonia oxidizers (Genome Announcement). *J. Bacteriol.*, **194**, 6302-6303. doi:10.1128/JB.01481-12.
- Zeng, Y., F. Feng, H. Medová, J. Dean, and M. Koblížek (2014) : Functional type 2 photosynthetic reaction centers found in the rare bacterial phylum *Gemmatimonadetes*. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 7795-7800. doi:10.1073/pnas.1400295111.
- Zhang, Y., and N. Jiao (2007) : Dynamics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the East China Sea. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **61**, 459-469. doi:10.1111/j.1574-6941.2007.00355.x.

## A highly effective survival strategy of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the ocean

Yuki Sato-Takabe<sup>†</sup>

### Abstract

The “microbial loop” is an important system that drives the carbon cycle in the ocean, and consists of dissolved organic matter, bacteria, protists and viruses. The starting point of the system is organic matter (OM). The OM is utilized by bacteria, which are then transferred to higher trophic levels by protistan grazing. One of the functional bacterial groups, aerobic anoxygenic phototrophic bacteria (AAnPB), is ubiquitously distributed in the global ocean surface, grow rapidly, and can be regarded as a key player in driving the carbon cycle in the ocean. Herein, the eco-physiological characteristics of AAnPB (e.g., large cell size, rapid growth, long-term survival, wide phylogenetic diversity, and unique carotenoids composition) are summarized and its survival strategy discussed.

**Key words:** Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, Carbon cycle, Bacteriochlorophyll, Carotenoid

(Corresponding author’s e-mail address: yukitakabe@aori.u-tokyo.ac.jp)

(Received 19 May 2020; accepted 12 October 2020)

(doi: 10.5928/kaiyou.29.6\_189)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2020)

---

<sup>†</sup> Microbial Oceanography Laboratory  
Atmosphere and Ocean Research Institute (AORI), The University of Tokyo,  
5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan  
e-mail: yukitakabe@aori.u-tokyo.ac.jp